

REVISIÓN SISTEMÁTICA DE LAS RATAS NUTRIAS DEL GÉNERO *Holochilus*
Brandt, 1835 (CRICETIDAE, SIGMODONTINAE): TAXONOMÍA,
BIOGEOGRAFÍA Y ADAPTACIÓN AL MEDIO ACUÁTICO

Trabajo de tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales, Facultad de
Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata

Tesista:

JULIO CESAR TORRES MONGES

Instituto de Diversidad y Evolución Austral (IDEAus),
Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET), Boulevard Brown 2915, 9120
Puerto Madryn, Chubut, Argentina

Director:

ULYSES F. J. PARDIÑAS

Instituto de Diversidad y Evolución Austral (IDEAus),
Centro Nacional Patagónico (CENPAT-CONICET), Boulevard Brown 2915, 9120
Puerto Madryn, Chubut, Argentina

Directora:

ADRIANA M. CANDELA

División Paleontología Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo,
Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900
La Plata, Buenos Aires, Argentina

Indice

Agradecimientos.....	3
Resumen.....	5
Abstract.....	7
Capítulo 1. Introducción General.....	9
1.1. Historia taxonómica.....	12
1.2. Adaptaciones a la vida semiacuática.....	17
1.3. Alcances y estructura de esta tesis.....	19
Capítulo 2. Revisión taxonómica del género <i>Holochilus</i> : un abordaje morfogeométrico	20
2.1. Introducción.....	20
2.2. Materiales y Métodos.....	21
2.3. Resultados.....	35
2.4. Discusión.....	84
Capítulo 3. Adaptaciones a la vida semiacuática.....	143
3.1. Introducción.....	143
3.2. Materiales y métodos.....	144
3.3. Resultados.....	151
3.4. Discusión.....	179
Capítulo 4. Conclusiones generales.....	189
Capítulo 5. Bibliografía.....	193

Agradecimientos

Esta tesis fue posible gracias al apoyo de mucha gente, quienes acompañaron de múltiples maneras varias etapas de este proceso. A toda esa gente, mis mas sinceros agradecimientos.

Primeramente a mis directores: Ulyses Pardiñas, quien apenas conociéndome aceptó dirigirme y me confió la revisión del género *Holochilus*. En gran parte, mi progreso en estos cinco años, tanto en el conocimiento general sobre sigmodontinos así como la observación crítica de la morfología, fue gracias a la interacción con Ulyses. Del mismo modo, la co-dirección de Adriana Candela fue fundamental para lograr reunir en una sola tesis la revisión taxonómica y el estudio de las adaptaciones al medio acuático.

A los curadores y responsables de las colecciones mastozoológicas que consulté durante el doctorado: Robert Voss (AMNH), Sergio Bogan (CFA), Mónica Díaz, Rubén Barquez (CML), Robert Owen (RDO), Bruce Paterson (FMNH), Pablo Jayat (JPJ), Pablo Teta, Sergio Lucero (MACN), Enrique Gonzalez (MNHN), Diego Vierzi, Itati Olivares (MNLP), Isabel Gamarra Marin (MNHNP), Flavia Lagiglia, Luis Ballarini (MHNSR), João Alves de Oliveira (MNRJ), Juliana Gualda, Mario de Vivo (MZSP), Fernando Perini (UFMG), Pedro Cordeiro-Estrela (UFPB), Claudia Guimaraes Costa (PUC), Cody Thompson, Phil Myers (UMMZ). A Pedro Cordeiro-Estrela (UFPB), Yuri Leite, Monique Nascimento y Carol Ross (UFES) y Anekke van Heteren (ZSM) por las fotografías de holotipos y otros ejemplares importantes para la revisión.

Durante mis visitas a las colecciones me alojaron en sus hogares: Carolina Cuezco, Cristina Letelier y Gabriel Martínez, Diego Barrasso, Flávia Guimarães y Thiago Laurindo, Graciela Riera, Guilherme S.T. Garbino, Joyce Prado, Leticia Moyens, Liu Idarraga, Marcela Lareschi, Maria Pérez, Noé de la Sancha y Shayna Harris, Pablo Teta, Sergio Lucero, Sophie d'Hiriart y Thais Kubik.

A las personas que participaron de las campañas de colecta de ejemplares: Carlos Galliari, Cristian Torres, Damian Voglino, Fernando Fernández, Joaquín Pardiñas, Jorge Liotta, Manuel López, Mauro Tammone, Pablo Teta, Ulyses Pardiñas. También fue importante el apoyo logístico de Gustavo Neme durante la segunda campaña a Mendoza y Jorge Liotta en Riahcuelo y San Nicolás, provincia de Buenos Aires. A Carlos Galliari, Juliana Notarnicola, Marcela Lareschi y Pablo Teta por el prestamo de trampas e insumos para las campañas.

A Pablo Teta por su amistad, guisos, cervezas y charlas sobre ratones que hicieron que mi adaptación a la Patagonia en el primer año de beca sea más amena, aunque a costa de ganarme diez kilos. Las discusiones y los aportes de ideas de Pablo fueron muy valiosos tanto para resolver aspectos metodológicos de la tesis, como para madurar ideas.

A Dario Podestá y Kevin Zaoali por la ayuda durante el experimento de la natación de *Holochilus vulpinus*. Ambos se encargaron de filmar a los ejemplares durante el experimento y posteriormente me enseñaron herramientas para la edición de los videos. Darío fabricó el acuario que se utilizó para hacer nadar a los animales. El asesoramiento de Ricardo Santori y Oscar Rocha-Barboza también fueron importantes para llevar a cabo el experimento; posteriormente ayudaron con el análisis y la interpretación de los datos obtenidos.

A César García-Esponda, por su paciencia y transmisión de sus conocimientos durante la pasantía de técnicas de disecciones musculares de roedores. Las reuniones y discusiones con César y Adriana Candela fueron bastante fructíferas para adentrarme a la interpretación morfofuncional de rasgos miológicos y osteológicos de los mamíferos. A Carola Cañon por la ayuda con los análisis filogenéticos y de estimación de tiempos de divergencia, así como su lectura crítica y aportes en la discusión de la biogeografía. Igualmente, quisiera expresar mis agradecimientos a algunas personas que contribuyeron en aspectos metodológicos, discusiones y lectura crítica de varias partes de la tesis: Anahí Formoso, Christoph Ronez, Debora Pollicelli, Diego Barrasso, Graciela Riera, Gustavo Libardi, Guillermo Cassini, Juan José Martínez y Pablo Teta. También a quienes ayudaron en la presentación de documentos en varios trámites del doctorado: Adriana Candela, Diego Barrasso y Rosario Robles.

El doctorado no hubiera sido posible sin la “Beca Interna Doctoral con Países Latinoamericanos” de CONICET que cubrió mis gastos desde 2013 al 2018. En el transcurso de la beca también fui beneficiado por el subsidio “Latin American Student Field Research Award”, del American Society of Mammalogists (ASM) con el cual financié parcialmente dos campañas de colecta. Con el subsidio “Science Visiting Scholarships”, otorgado por el Field Museum of Natural History of Chicago (FMNH) cubrí parte de los gastos del viaje a las principales colecciones mastozoológicas de los Estados Unidos.

Finalmente quisiera agradecer a mis padres por el apoyo constante y el aliento desde que inicié la carrera de Biología.

Resumen

Las ratas coloradas o ratas nutria del género *Holochilus* son un grupo de roedores sigmodontinos ampliamente distribuidos en las tierras bajas, tropicales a subtropicales, de América del Sur. En el esquema taxonómico actual se reconocen 6 especies para este género; sin embargo, bajo la hipótesis de que este arreglo no refleja la diversidad real, realizamos una revisión taxonómica del mismo. Se emplearon técnicas de morfometría geométrica para el cráneo en tres vistas y mandíbula en vista labial y esa información se contrastó con otras evidencias disponibles (i.e. cariotípicas, moleculares y morfología cualitativa). Seguidamente, los resultados obtenidos se interpretaron en un contexto evolutivo y biogeográfico. Finalmente, se evaluaron las adaptaciones al sustrato semiacuático, utilizando a *H. vulpinus* como modelo de estudio para explorar el comportamiento y los rasgos anatómicos relacionados con la capacidad de nadar. Para lograr los objetivos propuestos, se analizaron ejemplares de *Holochilus* (cráneos, mandíbulas y pieles) depositados en las principales colecciones mastozoológicas de América de Sur (Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay) y América del Norte (Estados Unidos), cubriendo casi completamente la distribución del género e incluyendo holotipos y/o topotipos de todas las formas nominales. Las adaptaciones a la preferencia de sustrato semiacuático se estudiaron a partir del comportamiento locomotor durante la natación, los rasgos anatómicos y análisis biomecánicos, relacionados con la natación (e.g., esqueleto, musculatura, índices biomecánicos). Como resultado de la revisión taxonómica, las evidencias morfogeométricas apoyan la existencia de dos grandes grupos morfológicos: el grupo *brasiliensis* y el grupo *sciureus*. A su vez, los análisis estadísticos multivariados apoyaron la validez de *H. brasiliensis*, *H. chacarius*, *H. lagigliai*, *H. venezuelae* y *H. vulpinus*. En el caso de *H. sciureus*, nuestros resultados sugieren que este taxón es al menos un complejo de dos especies, coincidiendo con evidencias moleculares previas. De este modo, el nombre *sciureus* fue restringido a las poblaciones del centro y nordeste de Brasil y se resucitó el epíteto *nanus* para las poblaciones de la cuenca del Amazonas. La estimación de los tiempos de divergencia situó el origen del género y la cladogénesis de los grupos internos hacia el límite Plio-Pleistoceno, un período caracterizado por varios eventos geológicos y climáticos en América del Sur. En cuanto a las adaptaciones al sustrato semiacuático, *H. vulpinus* exhibió un comportamiento locomotor y variables de desempeño (velocidad, tamaño y

frecuencia de zancada) acordes con la habilidad de nadar eficientemente. A su vez, aunque sin ser muy conspicuos, se encontraron ciertos rasgos en la osteología y miología probablemente relacionados con la capacidad de nadar. Tanto en el comportamiento, así como el desempeño locomotor, algunos rasgos morfológicos e índices biomecánicos de los miembros posteriores de *Holochilus* estuvieron más próximos a especies de mamíferos filogenéticamente alejadas pero con adaptaciones al sustrato semiacuático, sugiriendo convergencias anatómicas y comportamentales vinculadas a la locomoción acuática. En suma, la presente tesis representa un aporte en dos aspectos principales: por un lado, el esclarecimiento de la taxonomía alfa de *Holochilus* (en un contexto integrativo), y por otro, la confirmación de que *Holochilus* es un nadador eficiente respecto a otros roedores de locomoción cursorial, tanto a nivel comportamental como morfológico.

Abstract

Marsh rats of the genus *Holochilus* are large sigmodontine rodents, widely distributed throughout tropical and subtropical lowlands of South America. To date, this genus is composed by six species. However, morphological and molecular evidences suggest that the current taxonomic arrangement does not reflect the real diversity of this genus. Therefore, we performed a taxonomic review. The approach was based mainly on geometric morphometric analysis of three views of the skull and the lateral view of mandible. This information was contrasted with other evidences from the literature (i.e. karyotypical, molecular), and the results were interpreted in a evolutionary and biogeographic context. Finally, we evaluated the adaptation to the semiaquatic substrate preference, using *H. vulpinus* as a model to study the behavior and anatomical traits related to swimming capacity. To achieve these, we have analyzed several specimens of the genus *Holochilus* (skulls, mandibles and skins) housed in the most important mammals collections of South (Argentina, Brazil, Paraguay and Uruguay) and North America (United States), covering most of the distributional range of the genus, and including holotypes and topotypes of all nominal forms. Geometric morphometric results support two main morphological groups (*brasiliensis* group and *sciureus* group). Multivariate statistical analyses support the validity at the species level of *H. brasiliensis*, *H. chacarius*, *H. lagigliai*, *H. venezuelae* and *H. vulpinus*. Regarding *H. sciureus*, our results suggest this taxon might be divided in at least two species, as suggested by previous molecular evidences. The name *sciureus* was restricted to the population of central and northeastern Brazil, while the name *nanus* applies to the populations of the Amazonas basin. The divergence-time estimation revealed the origin of the genus and cladogenesis of internal groups were at the Plio-Pleistocene limit, a period characterized by several geological and climatic events in South America. Adaptations to semiaquatic substrate preference was confirmed by locomotor behavior during swimming, as well as anatomical and biomechanical features related to swimming (i.e., skeleton, musculature, biomechanical indices). *H. vulpinus* showed an efficient locomotor behavior and performance variables (swimming speed, stride length and stride frequency). Additionally, without being conspicuous, this species also exhibits several miological and osteological traits probably related to the swimming ability. In summary, this thesis presents two main contributions: (i) clarification of the

alpha taxonomy of genus *Holochilus* through an integrative approach, and (ii) the confirmation of *Holochilus* is an efficient swimmer, at a morphological and behavioral level.

Capítulo 1. Introducción General

Los cricétidos de la subfamilia Sigmodontinae, con aproximadamente 86 géneros y más de 438 especies vivientes, representa el grupo de mamíferos más diverso de la Región Neotropical (Pardiñas et al., 2017). Estos roedores se distribuyen principalmente en América del Sur, aunque algunos géneros llegan a América Central y del Norte, ocupando diversos hábitats desde el nivel del mar hasta las altas cumbres de los Andes y desde bosques húmedos a las regiones más áridas del continente (Patton et al., 2015; Pardiñas et al., 2017). Aunque la mayoría de los sigmodontinos tienen una preferencia de sustrato principalmente terrestre (y un modo de vida cursorial), también hay especies arborícolas, saltadores, escansoriales, excavadores y semiacuáticas (Hershkovitz 1948, 1955, 1960 1962; Pearson, 1984). Esta diversidad ecológica se ve parcialmente reflejada en la diversidad taxonómica del grupo, que incluye al menos 11 tribus (i.e., Abrothrichini, Andinomyini, Akodontini, Euneomyini, Ichthyomyini, Oryzomyini, Phyllotini, Reithrodontini, Sigmodontini, Thomasomyini, Wiedomyini) y varios géneros cuya ubicación tribal es aún discutida e, incluso, posiblemente representan tribus innominadas (Salazar-Bravo et al., 2016; Pardiñas et al., 2017)

La tribu Oryzomyini, con 34 géneros y 130 especies vivientes, es la más diversa y más ampliamente distribuida de la subfamilia, extendiéndose desde el sur de Estados Unidos hasta el extremo austral isleño de Chile y ocupando islas oceánicas (e.g., Galápagos) y del Mar Caribe (Weksler, 2006; Turvey et al., 2010; Patton et al., 2015; Pardiñas et al., 2017). Los orizominos son típicos de áreas boscosas húmedas, donde alcanzan su mayor diversidad, pero también se registran en sabanas, pastizales inundables y ambientes semiáridos (Weksler y Percequillo, 2011, Valencia-Pacheco, 2011; Prado y Percequillo, 2013). En cuanto a las preferencias de sustrato, la mayoría de las especies son predominantemente terrestres y escansoriales, aunque también cuenta con al menos un género arborícola (*Oecomys*) y varios semiacuáticos (e.g., *Holochilus*, *Lundomys*, *Nectomys*), más no presenta formas excavadoras (Hershkovitz 1944, 1955, 1960; Massoia 1976; Ernest, 1986; Voss y Carteton, 1993).

En los últimos 20 años, desde la diagnosis filogenética de la tribu (Voss y Carleton, 1993), la monofilia de los orizominos se ha visto robustecida por la incorporación datos moleculares y morfológicos (Weksler 2003, 2006). Sin embargo, no está exenta de interrogantes, como la posición de *Scolomys* y *Zygodontomys*, dos

géneros que aparecen como una dicotomía basal y que podrían representar tribus innominadas (Weksler 2006; Percequillo et al., 2011; Pardiñas et al., 2017). Sumado a esto, fueron propuestas una serie de hipótesis biogeográficas para el grupo (Weksler, 2006; Percequillo et al., 2011; Machado et al., 2013; Prado y Percequillo, 2013; Prado et al., 2014). Además, durante la última década, fueron abordadas las revisiones de algunos de los géneros de mayor distribución y compleja historia taxonómica (e.g., *Aegialomys* [Joyce y Percequillo, 2016], *Cerradomys* [Percequillo et al., 2008], *Nectomys* [Chiquito, 2015]). Sin embargo, a pesar de estos esfuerzos aún queda por resolver la taxonomía alfa de numerosos grupos de orizominos, tales como el caso de las especies clásicamente asociadas a los grupos centroamericanos de *Oryzomys* (“*Handleyomys*” de acuerdo a Weksler, 2015), las ratas del género *Nephelomys* o las características ratas plagas de la agricultura nucleadas en *Holochilus*.

Las denominadas en Argentina ratas coloradas, ratas nutrias o ratas acuáticas, *Holochilus*, como su nombre libresco lo sugiere, están vinculadas a ambientes dulceacuícolas (HersHKovitz, 1955; Sierra de Soriano, 1965). Estos roedores se encuentran entre los sigmodontinos vivientes de mayor tamaño corporal, llegando a los 400 g en adultos de *H. vulpinus* (Massoia, 1976). Su distribución se extiende desde la costa caribeña de Venezuela y Guyana al norte del subcontinente hasta el sur de la provincia de Buenos Aires en Argentina, abarcando humedales y cuerpos de agua en áreas abiertas bajas tropicales y subtropicales, incluyendo marginalmente regiones templadas o áridas (HersHKovitz, 1955; Barreto y García-Rangel, 2005; Formoso et al., 2010).

En cuanto a las sistemática supragenérica, la posición tribal de *Holochilus* ha variado sustancialmente en el último siglo. En su revisión del género, HersHKovitz (1955) incluyó a *Holochilus* (que en aquel entonces también incluía a *Lundomys*) junto con *Neotomys*, *Reithrodon* y *Sigmodon*, dentro del denominado “Sigmodont group”, basándose en el diseño en forma de “S” del m3 y otros caracteres del cráneo. Sin embargo, Hooper y Musser (1964), en base a la morfología del aparato genital masculino, destacaron la posible cercanía de *Holochilus* con los Oryzomyini. Esta última hipótesis fue ganando progresivo apoyo gracias a datos del bandeo G cromosómico (Baker et al., 1983), la ausencia de la vesícula biliar (Voss, 1991) y robustecida por el resultado filogenético del trabajo de Voss y Carleton (1993). Entre tanto, Reig (1972, 1986) incluyó a *Holochilus* junto con *Sigmodon* como miembros de la tribu Sigmodontini. Actualmente, *Holochilus* se considera Oryzomyini, en base a un nutrido conjunto de evidencias morfológicas, cariológicas y moleculares (Baker et al.,

1983; Steppan, 1995; Malygin y Rosmiarek, 1997; Smith y Patton, 1999; Weksler, 2003, 2006).

Dentro de Oryzomyini, el género *Holochilus* integra el denominado “Clado D” (*sensu* Weksler 2006), que se subdivide en dos linajes principales: i) el “grupo *palustris*”, que incluye *Holochilus*, *Lundomys*, *Oryzomys* y *Pseudoryzomys* y ii) el grupo integrado por *Amphinectomys*, *Nectomys* y *Sigmodontomys alfari*. El “Clado D” contiene a casi todas las especies de orizominos con adaptaciones a la vida acuática (sobre *Sigmodontomys alfari* no hay datos concretos sobre su modo de vida), así como a las especies de mayor tamaño corporal de la tribu (que alcanza en *Nectomys* los orizominos de mayor peso). Con respecto a la morfología dentaria, dentro del “Clado D” se encuentran varios miembros con una tendencia a la laminación de las cúspides principales y consecuente simplificación dentaria (e.g., reducción o desaparición del mesolofo/ido), dando lugar a la condición tetralofodonte de los molares, atípica en orizominos (Hershkovitz, 1955; Weksler 2006; Pardiñas, 2008; Machado et al., 2013).

El grupo hermano de *Holochilus* es materia de controversia. Las evidencias moleculares (i.e., citocromo b e IRBP) recuperan a *Pseudoryzomys* como el género más cercano y a *Lundomys* como hermano de ambos (Weksler, 2003). Sin embargo, en una aproximación filogenética que incluyó caracteres morfológicos y moleculares se muestra un escenario distinto, con *Lundomys* próximo a *Holochilus* y *Pseudoryzomys* como hermano de ambos (Weksler, 2006). Más recientemente, otros análisis basados en matrices combinadas de genes mitocondriales y nucleares indicaron, a la par de la monofilia de *Holochilus*, la condición de *Pseudoryzomys* como grupo hermano (Hanson, 2008; D’Elía et al., 2015). Resulta interesante destacar que, cuando solo se analiza el citocromo b, *Holochilus* resulta parafilético respecto de *Pseudoryzomys* (D’Elía et al., 2015). Finalmente, un aspecto no menor es que en las reconstrucciones filogenéticas pocas se consideran conjuntamente a los fósiles. En una de las raras excepciones, Machado et al. (2013) al incluir los fósiles de *Carletonomys cailoi*, *Noronhomys vespuccii* y *Holochilus primigenus* en los análisis filogenéticos, encontraron que este último se posicionó fuera del clado de *Holochilus*, por lo que lo reasignaron a su propio género *Reigomys* (Machado et al., 2013).

En el esquema actual de la taxonomía alfa de *Holochilus*, Gonçalves et al. (2015) reconocen 6 especies (véase también Salazar-Bravo, 2017), basándose principalmente en datos citogenéticos (excepto *H. lagigliai*, cuyo cariotipo se desconoce): *H. brasiliensis* (2n= 40, NF= 56, Freitas et al., 1983), *H. chacarius* (2n= 48-56, NF= 57-60, Vidal-Roja et al., 1976; Nachman y Myers, 1989; Nachman 1992a,

1992b), *H. sciureus* (2n=55-56, NF=56, Gardner y Patton 1976; Freitas et al., 1983; Baker et al., 1983; Yosenaga-Yasuda, 1987), *H. venezuelae* (2n= 44, NF= 56, Aguilera y Perez-Zapata, 1989) y *H. vulpinus* (Riva et al., 1977; Nachman 1992a). Sin embargo, este panorama no está exento de problemas. Por ejemplo, el cariotipo descrito por Gardner y Patton (1976) para Villavicencio, Colombia (2n=50, NF=58) podría corresponder a una entidad nueva o a una variante de *H. venezuelae*. Por otro lado, la elevada variabilidad intrapoblacional y mutación cariotípica reportada para *H. chacarius* en Paraguay (Nachman y Myers, 1989; Nachman, 1992a, 1992b) debe ser interpretada con cautela debido a que en esta región *H. chacarius* se encuentra en simpatría con *H. vulpinus*; e incluso, por las inundaciones cíclicas, cabe la posibilidad de que ocurran ingresos de ejemplares de *H. sciureus* desde el Pantanal.

Por otra parte, en una reciente aproximación basada en marcadores genéticos, D'Elía et al. (2015) dos clados principales reconociendo las especies *H. brasiliensis* y *H. vulpinus* dentro del clado *brasiliensis*; a su vez *H. chacarius*, *H. sciureus*, y dos formas aun no nombradas (*H. sp 1* y *H. sp 2*) dentro del clado *sciureus*.

En este contexto, se hace necesario un abordaje más integral de la problemática sistemática de *Holochilus*, incorporando distintas líneas de evidencias (citogenéticas, moleculares y morfológicas) y evaluar las congruencia entre los linajes moleculares y la discontinuidad en los caracteres cariotípicos, morfológicos cuantitativos y cualitativos en la distribución del género.

Además, por la estrecha relación de *Holochilus* con el medio acuático dulceacuícola, el reconocimiento de las entidades dentro del género, así como la divergencia de las mismas, resultan plausibles de interpretación en forma conjunta con la evolución de las principales cuencas hidrográficas de América del Sur.

1.1. Historia taxonómica

La historia taxonómica del género *Holochilus* tiene un origen algo intrincado, ya que la elección del nombre estuvo marcada por una serie de confusiones, tanto en la nomenclatura como en la taxonomía, que no fueron tratadas sino hasta un siglo y medio después. Una situación similar, o incluso más compleja, ocurre con otros grupos de roedores, ya que para la primera mitad del siglo XIX el acceso a la bibliografía y los especímenes era ciertamente limitado (véase Brand, 1855; Patton et al., 2015). Por este motivo, y para una mejor comprensión de la problemática de *Holochilus*, a continuación, se expone primero el conflicto y la resolución de la nomenclatura

genérica y luego se sigue un tratamiento cronológico de las descripciones de las especies referidas al género.

En 1835, Brandt propone *Holochilus* como subgénero de *Mus* Linnaeus para contener a las especies nuevas *Mus (Holochilus) leucogaster* y *Mus (Holochilus) anguya* [error ortográfico por *Mus angouya* Desmarest, 1819]. El nombre tiene raíces griegas y está formado por dos palabras: ὅλος [T → *hōlōs*, L → *holos*]: ‘entero’ + χεῖλος [T → *chēilos*; L → *chilus*]: ‘labio’: T → transliteración al abecedario latino, y L → latinización siguiendo la tipografía de Cazzaniga (2010). La etimología de la combinación de ambas palabras significa “labio entero”, reflejando lo que Brandt en aquel momento consideró una característica anatómica distintiva del grupo: la carencia de filtro. Esta confusión ocurrió aparentemente debido a que en las pieles rellenas sobre las cuáles se basó el nombre, entre los labios superiores no se distingue el surco nasolabial o philtrum, una estructura común en roedores sigmodontinos, excepto algunos integrantes de la tribu Ichthyomyini (Hershkovitz, 1955; Voss, 1988).

El propio Brandt, en su obra de 1855 explica que extrajo los cráneos de los especímenes descritos en 1835 y que encontró que se trataban, en realidad, de roedores histicomorfos. Para enmendar este error, propuso el nombre de *H. langsdorffii* para la especie que previamente había nombrado como *H. anguya*, clasificó a *Holochilus* dentro del suborden Hystricomorpha Brandt, 1855 y erigió el género *Holochilomys*, para contener a los miomorfos previamente referidos como *Holochilus*. Desafortunadamente, esta corrección no ha sido tomada en cuenta por sus contemporáneos y el nombre *Holochilomys*, salvo algunas menciones esporádicas, pasó al olvido (e.g., Petters, 1861; Thomas, 1897; Cabrera, 1961; D’Elía et al., 2015).

Este conflicto de la nomenclatura no fue tratado por más de un siglo y medio, hasta que Voss y Abramson (1999), luego de revisar los holotipos de *H. langsdorffii* y *H. leucogaster*, notaron que se trataba de ratas espinosas de los géneros *Proechimys* y *Trinomys*, ambos de la familia Echimyidae. Voss y Abramson (1999) presentaron sus argumentos y una alternativa para intentar resolver este problema ante la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica. La misma resolvió conservar el nombre *Holochilus* Brandt, 1835 para el género de ratones sigmodontinos, asignando como genotipo a *Holochilus sciureus*. De esta manera quedó resuelta la problemática de *Holochilus* como nombre aplicado a las ratas palustres de América del Sur, anteponiendo el criterio de estabilidad y el uso extendido por sobre el Principio de Prioridad (Art. 23; ICZN, 1999).

El descubrimiento de formas que posteriormente fueron asignadas a *Holochilus* comenzó casi dos décadas antes de que el género fuera propuesto. En 1819, Desmarest describió *Mus brasiliensis*, a partir de un ejemplar colectado por Auguste Saint-Hilaire durante su expedición por Brasil. Pocos años más tarde, Brants (1827) propuso *Mus vulpinus* y *Mus physodes* [actualmente sinónimo de *Euryoryzomys russatus* (Wagner, 1848)] como especies nuevas y dio crédito por los nombres a Lichtenstein, por lo que en varios trabajos la autoría de los mismos es atribuida a este último (en un contexto complejo donde las colecciones eran revisadas y publicadas de una forma bastante diferente a como se trabaja actualmente). Sin embargo, fue Brants quien describió a las mismas y, posteriormente, Lichtenstein (1830) extendió las descripciones de esos nuevos taxones.

En 1838, Waterhouse asignó y redescibió *Mus braziliensis* (error ortográfico por *Mus brasiliensis* Desmarest 1819) a partir de un ejemplar colectado por C. Darwin en cercanías de Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina. Wagner (1842) es el primero en tratar a *Holochilus* como género, con una diagnosis más detallada; además, propuso a *H. sciureus* como especie nueva y, en base a la morfología dentaria, trató a *braziliensis* de Waterhouse como miembro del género; al año siguiente, incluyó al *brasiliensis* de Desmarest y al *vulpinus* de Brants dentro del género (Wagner, 1843).

Durante la mayor parte de la segunda mitad del siglo XIX y comienzos del siglo XX, con el aumento de expediciones de colectas en América del Sur, varias formas fueron incorporándose al género *Holochilus*. Oldfield Thomas fue el autor más prolífico, tanto en cuanto a la descripción de especies nuevas, como en sus aportes a las discusiones sobre la taxonomía y distribución de estas formas, principalmente a partir de animales provenientes de la cuenca del Amazonas. En 1897, erigió *H. nanus* para la Isla Marajó, en la desembocadura del Amazona y propuso el nombre específico *H. darwini* para reemplazar a *braziliensis* de Waterhouse; en 1901, nominó a *H. guianae* como especie nueva para la actual Guyana; en 1906, describió *H. chacarius* para Concepción, Paraguay y *H. balnearum* para las cercanías de San Miguel de Tucumán, Argentina. En 1920, Thomas agregó *H. incarum* para Santa Ana, Perú, representando la extensión de la distribución más occidental a esa fecha y, a su vez, el de mayor altitud para el género (> 1.060 m.s.n.m.).

En este lapso de 20 años, hacia la primera parte del siglo XX, además de Thomas, otros autores también contribuyen a aumentar la diversidad del género. En 1904, J. Allen describió *H. venezuelae* para Venezuela, representando el segundo taxón propuesto para el norte de América del Sur. En 1915, Osgood erigió *H. amazonicus* para

Itacoatiara, en la parte central del Amazonas y remarcó sobre la extensión del rango geográfico, ya que hasta ese momento sólo se tenía información de la distribución en este y sur del continente. En 1928, Thomas consideró que las formas distribuidas en toda la cuenca del Amazonas, incluyendo las formas del norte como *H. guianae*, *H. venezuelae* y la del Rio San Francisco serían conespecíficas de *H. sciureus*, a excepción de *H. incarum*, que fue preservada como una subespecie de zonas altas. Casi una década después, Morrison-Scott (1937) agregó a *H. berbicensis* para la costa de Guyana.

En sus compendios sobre roedores, Gyldenstolpe (1932) y Ellerman (1941) analizaron las distintas propuestas y reconocieron 15 formas nominales válidas, bajo distintos arreglos taxonómicos (Tabla 1).

En 1955, Hershkovitz revisó integralmente el género y consideró toda esta diversidad de formas nominales como subespecies de *Holochilus brasiliensis* (Desmarest, 1819) (Tabla 1). En ese mismo trabajo, restringió la localidad típica de *brasiliensis* a Lagoa Santa, Minas Gerais, ya que en la descripción original Desmarest (1819) indicó que Brasil era el país de procedencia de esta entidad, sin brindar más detalles. Adicionalmente, Hershkovitz describió *H. magnus* (hoy ubicada en el género *Lundomys*) e hipotetizó una clasificación supragenérica, considerando a *Holochilus* junto con *Neotomys*, *Reithrodon* y *Sigmodon* como integrantes del grupo “Sigmodont”. Para esto, se basó en un conjunto de caracteres morfológicos compartidos, incluyendo aspectos de la anatomía del paladar posterior, presencia de un proceso espinoso en la placa zigomática, molares simplificados y la forma de “S” del tercer molar inferior. Cabrera (1961) aceptó parcialmente estas conclusiones, discrepando en la inclusión de algunas formas como subespecies de *H. brasiliensis* (Tabla 1).

Hasta ese momento, los trabajos taxonómicos estaban enfocados al nivel de especies y géneros, basados en rasgos morfológicos externos, principalmente del pelaje, y algunos pocos rasgos del cráneo y la dentición. Sin embargo, en los años siguientes se fueron incorporando otros sistemas de caracteres anatómicos. A su vez, la discusión se volcó a intentar resolver las relaciones evolutivas de los grupos. Entre otros autores, Vorontsov (1959), basándose en rasgos del sistema digestivo, propuso agrupamientos por tribus y estableció la nomenclatura que es la utilizada actualmente para algunas tribus. Hershkovitz (1962) asignó los géneros a las distintas tribus, basándose principalmente en la presencia/ausencia del mesolofo y trazó un posible escenario evolutivo de la radiación de los sigmodontinos. Hooper y Musser (1964), en base a la anatomía peneana, propusieron algunos cambios al esquema de clasificación de Hershkovitz, indicando una mayor afinidad de *Holochilus* con orizominos.

Massoia (1971a, 1971b, 1976, 1981) se dedicó a estudiar la morfología y comportamiento de *Holochilus*, principalmente a partir de materiales de Argentina, sudeste de Brasil y Uruguay. Massoia (1971a, 1971b, 1976) fue el primero en proponer grupos de especies dentro de *Holochilus*, sobre la base de caracteres morfológicos distintivos (e.g., longitud de las patas, presencia-ausencia del mesolofo, coloración del pelaje). De esta forma reconoció el grupo *sciureus*, en el que incluyó a las formas nominales *chacarius*, *balnearum*, *guianae*, *incarum*, *amazonicus*, *berbicensis*, *sciureus*, *nanus* y *venezuelae*; el grupo *brasiliensis*, en el que incluyó a *H. b. vulpinus*, *H. b. darwini* y *H. b. brasiliensis*; y el grupo *magnus*, abarcando una única especie, *H. magnus* (hoy día considerada sinónimo junior de *Lundomys molitor*). Este esquema fue apoyado por estudios de cariotipos de poblaciones del noroeste y centro de la Argentina, llevados a cabo en esa misma década (Vidal et al., 1976; Riva et al., 1977; Vidal y Riva, 1978).

Por un largo período no hubo adiciones al género, con la excepción de discusiones puntuales sobre la validez de ciertas formas. Un ejemplo es el caso *H. venezuelae*, que fue tratada como una especie válida por Aguilera y Pérez-Zapata (1989), como subespecie de *H. sciureus* por Linares (1998) o como sinónimo junior de *H. sciureus* por Barreto y García-Rangel (2005). En 1996, Steppan propuso la especie *H. primigenus* como una nueva forma fósil, a partir una serie de restos provenientes de sedimentos cuaternarios de Tarija, Bolivia. Sin embargo, la posición de *primigenus* dentro de *Holochilus* fue cuestionada por varios autores (e.g., Carleton y Olson, 1999; Pardiñas, 2008; Pardiñas y Teta, 2011) y, más recientemente, transferida a su propio género, *Reigomys* (Machado et al., 2013).

La última especie viviente en ser descrita para *Holochilus* es *H. lagigliai* Pardiñas et al. 2013, para el centro-oeste de Argentina. Se trataría de una población biogeográficamente aislada del resto de las formas del género, que además constituye el registro actual de mayor altitud (1300 m.s.n.m., superando a la forma nominal *incarum* de Perú). Una peculiaridad de esta especie, además de su distribución, es que presenta una combinación de caracteres morfológicos tanto del grupo *brasiliensis* como en *sciureus* (Pardiñas et al., 2013; Fernández et al., 2017).

En los trabajos de síntesis más recientes (i.e., Gonçalves et al., 2015) se reconocen como especies válidas a *H. brasiliensis*, *H. chacarius*, *H. lagigliai*, *H. venezuelae* y *H. vulpinus*. Ese mismo año, D'Elía et al. (2015) publicaron la primera hipótesis filogenética para el género basada en marcadores moleculares y con un muestreo moderadamente denso. Entre sus resultados, se destaca el apoyo a los grupos

brasiliensis y *sciureus*, propuestos por Massoia (1981), la monofilia de *H. brasiliensis*, *H. chacarius*, *H. sciureus* y *H. vulpinus*, más dos linajes denominados provisoriamente como *H. sp. 1* y *H. sp. 2.*, que podrían corresponder a especies innominadas.

1.2. Adaptaciones a la vida semiacuática

El medio acuático tiene propiedades físicas muy diferentes a las del medio terrestre. Entre otras, la densidad y la viscosidad son las más evidentes. El hecho de que el agua sea 800 veces más densa y 30 veces más viscosa que el aire no es menor, ya que la resistencia que opone moverse a través de la misma es mucho mayor que hacerlo a través del aire (Webb, 1975, 1988). Por otro lado, el medio acuático también posee ciertas ventajas. Por ejemplo, la densidad del agua es relativamente similar a la de los tejidos del cuerpo, por lo que el nadador adquiere flotabilidad neutra sin un gasto energético excesivo; a su vez, el movimiento en este medio es afectado en menor grado por la gravedad (Fish, 1993a). Otros aspectos que deben considerarse en la evaluación de las adaptaciones implican aspectos termodinámicos y comportamentales.

En la radiación de los mamíferos, la evolución muestra un gradiente de adaptaciones que acompañan la transición desde ancestros estrictamente terrestres a formas completamente acuáticas (Howell, 1930; Fish y Stein, 1991). Esta transición va acompañada de una serie de cambios en la morfología y el modo de natación, de tal manera de optimizar el gasto energético, reducir la fricción y presión del agua y mejorar el mecanismo en la producción de empuje (Fish, 1993a, 1996b). La reducción de la fricción se logra con un cuerpo alargado y fusiforme, es decir, un cuerpo más hidrodinámico, y con la modificación de los apéndices. A la par de estas adaptaciones morfológicas, los mamíferos exhiben principalmente dos estrategias para la natación: propulsión por ondulación u oscilación del cuerpo y propulsión por movimiento de apéndices, donde los brazos o piernas son aplicados como remos. El primero es el utilizado por los nadadores más especializados (e.g., cetáceos), mientras que el segundo por los semiacuáticos (e.g., roedores) (Howell, 1930; Fish 1993a).

La estrategia de propulsión por apéndices deriva de una ligera modificación de la locomoción terrestre, por lo cual es considerada primitiva en la transición a la vida completamente acuática (Fish, 1993a). Este modo de locomoción puede ser por movimiento bípedo de los miembros anteriores, movimiento bípedo de los miembros posteriores o movimientos de los 4 miembros (Howell, 1930).

En el presente trabajo, se aborda específicamente el movimiento bípedo posterior, el cual es utilizado por la mayoría de los roedores pequeños o medianos (Fish,

1993a; Santori et al., 2008). Este modo de natación, por lo general, va acompañado de ciertas modificaciones anatómicas, principalmente en los apéndices, que se utilizan a modo de remos. Esta serie de modificaciones incluye, entre otras, el aplanamiento del autopodio y el desarrollo de membranas interdigitales que aumentan el área de los miembros que se emplean como remos (Howell, 1930; Fish, 1993a). Varios grupos taxonómicos, muchas veces no relacionados, presentan flecos (cercos o flequillos) en los laterales de las patas y/o dedos, que también contribuyen a aumentar el área de resistencia (Voss, 1988). Por otro lado, la flotabilidad a través del aislamiento del pelaje es otra característica común de los mamíferos con hábitos semiacuáticos (Esher et al., 1978; Fish, 1984). La adquisición de un pelaje impermeable brinda al animal la posibilidad de permanecer en la superficie del agua con una flotabilidad neutra, sin gasto energético, además de disminuir o ralentizar la pérdida de calor (Fish et al., 2002).

A pesar de su enorme diversidad ecológica, siguen siendo escasos los estudios en los que se vincula la variación morfológica en sigmodontinos con los hábitos locomotores (e.g., cursoriales, nadadores, trepadores, excavadores) y preferencias de sustrato (e.g., terrestres, semiacuáticos, arborícolas, fosoriales). Unos pocos autores caracterizaron a distintos grupos locomotores, principalmente en base a la morfología externa (HersHKovitz, 1955; 1962; Sierra de Soriano, 1965, 1969; Rivas y Linares, 2006; Rivas-Rodríguez et al., 2010), otros analizaron las proporciones del esqueleto apendicular (Miller y Anderson, 1977; Voss, 1988; Stein, 1988; Neves, 2003; Coutinho et al., 2013) y, a la fecha, sólo existe un estudio comparativo de la musculatura contrastando un gradiente de adaptaciones en cricétidos semiacuáticos y terrestres (Stein, 1988). El comportamiento de la natación también es una temática poco abordada, conociéndose apenas unos pocos trabajos al respecto (Esther et al., 1978; Santori et al., 2008, 2014). Sin embargo, en los últimos años esta situación ha comenzado a revertirse, con los aportes de Carrizo (2014a) y Coutinho y Oliveira (2017), quienes analizaron los grupos locomotores desde un enfoque ecomorfológico y en un contexto filogenético.

Como se ha mencionado más arriba, entre los sigmodontinos, el sustrato semiacuático es uno de los menos explotados, restringiéndose a la mayor parte de los integrantes de Ichthyomyini (véase Voss, 1988) y a algunos miembros de Oryzomyini (Weksler, 2006). En esta última tribu, además de *Holochilus*, también se consideran semiacuáticos *Amphinectomys*, *Lundomys*, *Nectomys* y algunos *Oryzomys* (e.g., *palustris*); en los casos de *Pseudoryzomys simplex* y *Sigmodontomys alfari*, la evidencia es más tenue.

En este contexto, *Holochilus*, por su estrecha relación con medio acuático, constituye un modelo apropiado para la evaluación de las adaptaciones, tanto comportamentales como morfológicas, para desenvolverse en este medio. Desde hace ya décadas hubo menciones y breves descripciones sobre la capacidad de nadar de algunas de las especies de este género, así como también sobre algunos rasgos externos considerados adaptaciones para el desempeño en el medio dulciacuícola (Waterhouse, 1838; Hershkovitz, 1955; Massoia, 1976). Sin embargo, a la fecha no se han evaluado las estructuras músculo-esqueletarias para poner a prueba si las adaptaciones también se produjeron a dicho nivel. Tampoco hubo estudios detallados acerca de cómo precisamente las especies de *Holochilus* se comportan durante la natación.

1.3. Alcances y estructura de esta tesis

La presente tesis se encuentra estructurada de tal manera de abordar dos objetivos generales: (1) realizar una revisión taxonómica del género *Holochilus*, basada fundamentalmente en una aproximación novedosa que privilegia los caracteres morfogeométricos e integrando los resultados obtenidos con otras líneas de evidencias como la citogenética, marcadores moleculares y biogeografía; (2) explorar las adaptaciones a la preferencia de sustrato semiacuático, evaluando el comportamiento natatorio y la anatomía músculo-esqueletaria de los miembros que presentan los representantes de este género, en el contexto de los roedores sigmodontinos.

A la vez, de cada uno de estos dos objetivos generales se desprenden varios objetivos específicos para abordar temas puntuales en el contexto de la tesis:

1. Revisión taxonómica: i.) evaluar los caracteres del cráneo y mandíbula desde el enfoque de la morfometría geométrica y detectar discontinuidades y agrupamientos en los caracteres analizados entre las poblaciones incluidas; ii.) contrastar las agrupaciones obtenidas con los métodos de morfometría geométrica con la información proveniente de otras líneas de evidencias (e.g., cariotipos, marcadores moleculares, morfología cualitativa); iii.) verificar los nombres disponibles y elaborar las diagnósis enmendadas para cada especie en base a las distintas líneas de evidencias ; iv.) mapear la distribución de cada entidad reconocida, e interpretar los tiempos de divergencias estimados en un contexto biogeográfico;

2. Adaptaciones a preferencia de sustrato semiacuático: i.) describir el comportamiento durante la natación y evaluar el desempeño natatorio respecto a otras especies de roedores con uso de sustrato semiacuático y terrestre; ii.) evaluar los rasgos miológicos y osteológicos de los miembros desde un punto de vista morfo-funcional e

inferir si estos rasgos morfológicos internos representan adaptaciones que mejoran el desempeño locomotor durante la natación.

Las principales hipótesis de trabajo que se pondrán a prueba con esta investigación son:

H1: el esquema taxonómico actual para el género *Holochilus* –consistente en seis especies vivientes reconocidas, *H. brasiliensis*, *H. chacarius*, *H. lagigliai*, *H. sciureus*, *H. venezuelae* y *H. vulpinus*, más dos linajes aún sin denominar (*H. sp. 1* y *H. sp. 2*)– no refleja adecuadamente la diversidad del mismo.

H2: tanto el comportamiento como el desempeño locomotor en el agua, así como los rasgos músculo-esqueléticos de los miembros en *Holochilus* presentan adaptaciones específicas para el desempeño eficiente en el medio acuático.

Capítulo 2. Revisión taxonómica del género *Holochilus*: un abordaje morfogeométrico

2.1. Introducción

Un entendimiento acabado de los patrones de variación de las entidades biológicas constituye una de las empresas claves en la delimitación de taxones y un paso esencial para poder realizar inferencias más precisas sobre sus historias evolutivas (Mayr, 1963). Los avances de las técnicas moleculares y la incorporación de análisis filogenéticos han repercutido en el número de especies descubiertas, sobre todo en grupos taxonómicos en los que los caracteres morfológicos son difíciles de evaluar (Padial et al., 2009).

Estos avances recientes también tuvieron consecuencias sobre la subfamilia Sigmodontinae, a nivel supragenérico, con el reconocimiento de varias tribus como Abrotrichini (D'Elía et al., 2007), Euneomyini (Pardiñas et al., 2015) y Andinomyini (Salazar-Bravo et al., 2016). En este mismo contexto también fueron abordadas las revisiones de varios géneros de sigmodontinos ampliamente distribuidos y de historia taxonómica compleja (e.g., *Aegialomys* [Joyce y Percequillo, 2016], *Cerradomys* [Percequillo et al., 2008], *Nectomys* [Chiquito, 2015]). No obstante, aún quedan otros géneros cuya taxonomía alfa no ha sido explorada, como es el caso de *Holochilus*.

Según el arreglo taxonómico vigente (Gonçalves et al., 2015), el género *Holochilus* está compuesto de 6 especies: *H. brasiliensis*, *H. chacarius*, *H. lagigliai*, *H. sciureus*, *H. venezuelae* y *H. vulpinus*. Desde la revisión de Hershkovitz (1955) hubo importantes aportes que contribuyeron a la resolución parcial de la problemática intragenérica de *Holochilus*, tales como el reconocimiento de dos grupos morfológicos (*brasiliensis* y *sciureus*; Massoia, [1981]), la descripción de *H. lagigliai* (Pardiñas et al., 2013) y una primera hipótesis filogenética basada en datos moleculares nucleares y mitocondriales (D'Elía et al., 2015). Sin embargo, queda pendiente una evaluación integral de todas las formas nominales para el género, con una mayor cobertura geográfica, incluyendo los holotipos y teniendo en cuenta las distintas líneas de evidencias disponibles.

De lo expuesto anteriormente se desprende la hipótesis de que el esquema actual no estaría reflejando cabalmente la diversidad del género *Holochilus*. Por esta razón, para investigar este problema es que en el presente capítulo se evalúa la variación del cráneo y mandíbula, enfocándonos en estas estructuras dado su papel fundamental en el

procesamiento de los alimentos y la recepción de información sensorial (Vorontsov, 1967). El marco metodológico utilizado para esta aproximación fue el de la morfogeometría geométrica, a través del cual se describieron los patrones de variación y se detectaron discontinuidades empleando análisis estadísticos multivariados. Posteriormente, se contrastaron las agrupaciones obtenidas con otras líneas de evidencias (e.g., cariotipos, marcadores moleculares y morfología cualitativa). Finalmente, se procuró comprender la distribución de cada entidad reconocida, e interpretar junto a los tiempos de divergencias estimados los posibles procesos de diversificación en el contexto biogeográfico de América del Sur.

2.2. Materiales y Métodos

2.2.1. Especímenes y colecciones

Para esta revisión se estudiaron 1190 ejemplares de *Holochilus* depositados en 17 colecciones mastozoológicas de América del Sur y América del Norte, con 266 localidades en total, cubriendo prácticamente toda la distribución del género, distribuidas a través de Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Guyana, Paraguay, Perú, Surinam, Uruguay y Venezuela (Figura 1).

Las colecciones revisadas se indican seguidamente por orden alfabético de países.

Argentina:

Colección de Mamíferos de Centro Nacional Patagónico (CNP), Puerto Madryn, Chubut;

Colección Mastozoológica de la Fundación Félix de Azara (CFA), Ciudad Autónoma de Buenos Aires;

Colección Nacional de Mastozoología, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN-Ma), Ciudad Autónoma de Buenos Aires;

Colección de Mamíferos del Museo de La Plata (MLP), La Plata, Buenos Aires;

Museo de Historia Natural de San Rafael (MHNSR), San Rafael, Mendoza;

Colección de Mamíferos Lillo (CML), Instituto Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Tucumán.

Brasil:

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), São Paulo;

Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN), Rio de Janeiro;

Coleção de Mamíferos, Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Minas Gerais;

Pontificia Universidade Católica (PUC), Minas Gerais;

Coleção de Mamíferos da Universidade Federal da Paraíba (UFPB), Paraíba.

Estados Unidos:

American Museum of Natural History (AMNH), Nueva York;

Field Museum of Natural History (FMNH), Chicago;

National Museum of Natural History (NMNH), Washington DC;

University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ), Ann Arbor.

Paraguay:

Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay (MNHNP), San Lorenzo. Colección privada de Robert Owen (RDO), Asunción.

Uruguay:

Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), Montevideo.

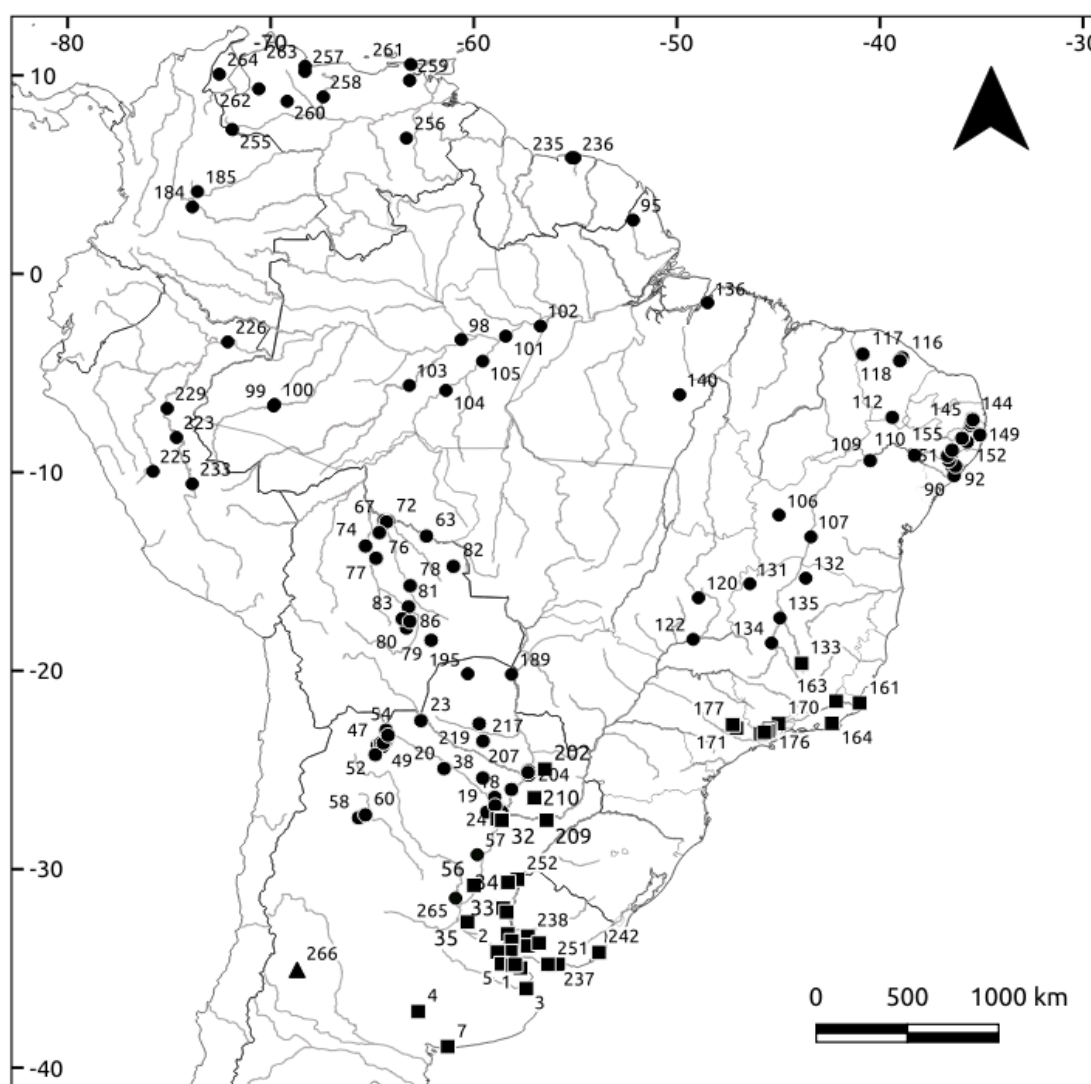


Figura 1. Mapa con las localidades incluidas en los análisis. Cuadrados= representan localidades de ejemplares del grupo *brasiliensis*; círculos= localidades de ejemplares del grupo *sciureus*. Ver numeración y sus respectivas localidades en el Apéndice 1.

2.2.2. Medidas externas

Las medidas externas (en mm) fueron tomadas de las etiquetas y de los catálogos de campo e incluyeron los siguientes descriptores: longitud total (LT), longitud de la cola (LC), longitud de la pata (LP) con o sin uñas (dependiendo de la forma en que la hubiere registrado el colector), longitud de oreja (LO) y peso (P, en gramos). Las mismas no fueron incluidas en los análisis estadísticos multivariados debido a que fueron tomadas por distintas personas y bajo diferentes protocolos y, por lo tanto, podrían incorporar diferencias artefactuales. Sin embargo, fueron utilizadas posteriormente de manera general en la caracterización de los taxones mediante estadísticos descriptivos.

2.2.3. Criterio de edad

Las clases relativas de edades fueron definidas de acuerdo al grado de erupción y desgaste oclusal de los molares a partir de una muestra de cráneos de *H. chacarius* de la localidad de Selvas del Río de Oro, provincia del Chaco, Argentina. Esta muestra consistió de 36 cráneos enteros de ejemplares depositados en la CNP. Además, se incluyó una gran cantidad de restos óseos obtenidos a partir de muestras de egagrópilas de la Lechuza de Campanario (*Tyto alba*) de la misma localidad. De acuerdo a nuestras observaciones, se pudieron definir seis clases de edades relativas (Figura 2).

Clase 1. M3 no erupcionado. M1 y M2 con muy poco desgaste, leve exposición de dentina y posterofosetas evidentes.

Clase 2. M3 erupcionado, pero no al mismo nivel que el M1-2, leve exposición de dentina. M1 y M2 con poco desgaste, exposición de dentina de leve a moderada, y posterofosetas levemente obliteradas.

Clase 3. M3 completamente erupcionado, con desgaste leve. M1 y M2 con desgaste leve a moderado, posterofosetas parcialmente a casi completamente obliteradas. Exposición de dentina leve en M3, y moderada en M1 y M2.

Clase 4. M1-3 con desgaste moderado, con exposición de dentina moderada. Foetas y flexos en M3 parcialmente obliterados. Posterofosetas completamente obliteradas.

Clase 5. M1-3 con desgaste avanzado, superficie oclusal plana o cóncava, exposición de dentina considerable en todas las cúspides. Foetas y flexos obliterados en M3.

Clase 6. M1-3 cóncavos, cúspides y flexos parcial o completamente obliterados en todos los molares.

Adicionalmente, se asociaron estas clases con las pieles, corroborando que los “juveniles” (clases 1 y 2) tenían el pelaje afelpado con pelos fijos y grisáceos; “adultos”

(clases 3, 4 y 5) ya con la muda y cubiertos de pelos de guarda más lustrosos; finalmente, los “adultos viejos” (clase 6) cubiertos completamente con los pelos de guarda (Musser et al., 1998).

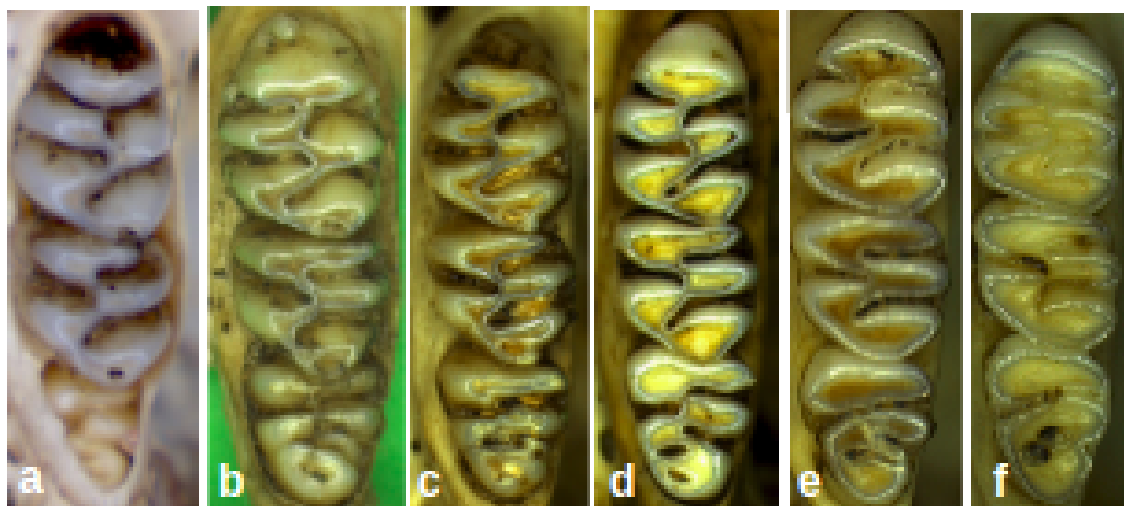


Figura 2. Criterio de clases de edades relativas basados en el grado de desgaste oclusal. a. Clase 1; b. Clase 2; c. Clase 3; d. Clase 4; e. Clase 5; f. Clase 6.

2.2.4. Morfometría geométrica

2.2.4.1. Muestras

Fueron incluidos en los análisis morfogeométricos un total de 541 cráneos en vista dorsal, 528 en vista lateral, 490 en vista ventral y 519 hemimandíbulas en vista labial. En la mayoría de los casos, las muestras consistieron en cráneos intactos, aunque también se incorporaron a los análisis algunos cráneos parcialmente dañados, pero que en las vistas en las que fueron fotografiados estaban completos. Los individuos incluidos correspondieron a adultos, según el criterio de edad explícito.

2.2.4.2. Adquisición de las imágenes

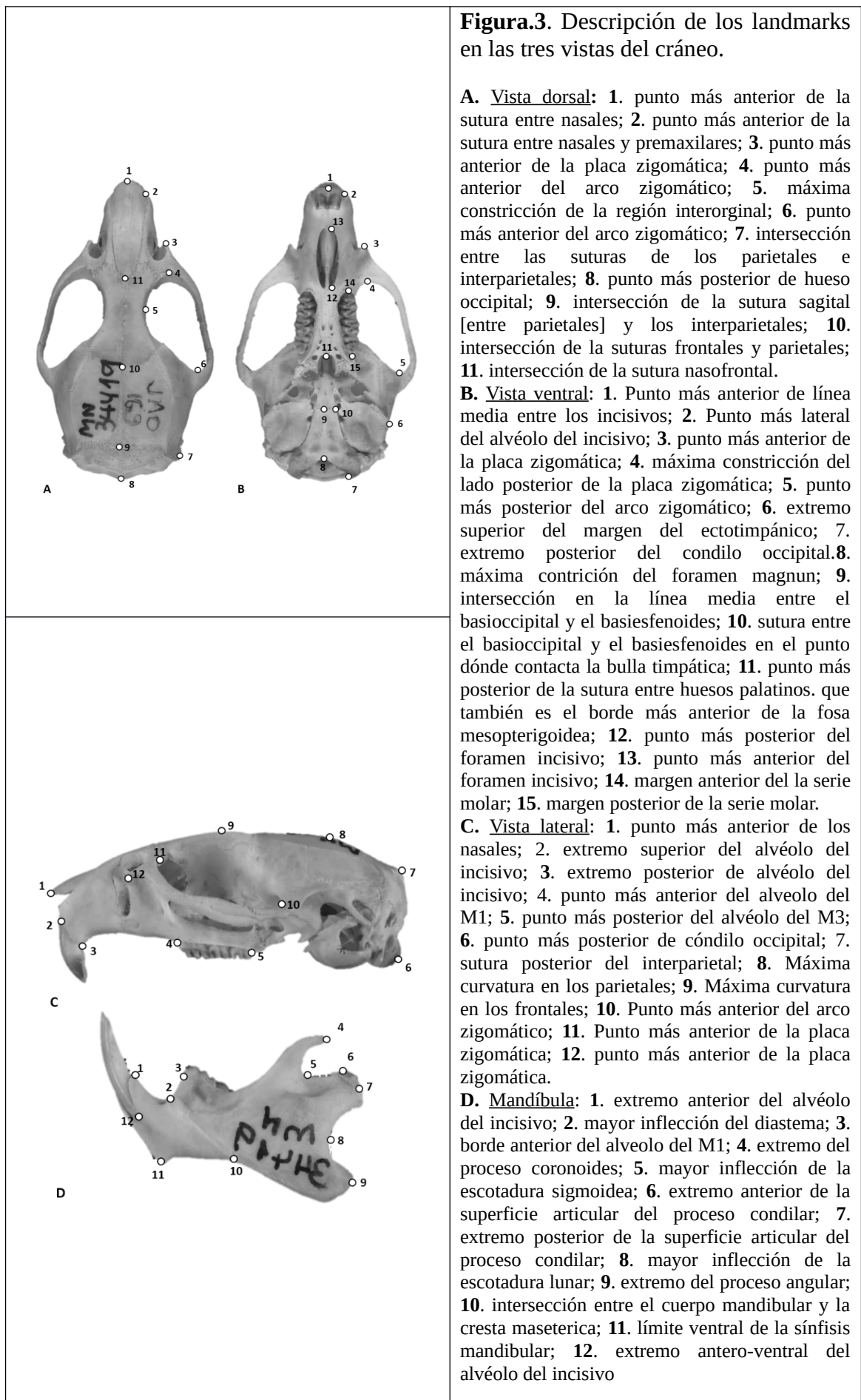
Las fotografías fueron tomadas en blanco y negro con una cámara digital Sony Cyber Shot DSC-W70, a una resolución de 7 mega píxeles. Para estandarizar la toma de las fotografías se fijó la cámara a un estativo, apuntando hacia la base y verificando la horizontalidad con un nivel de burbuja. La distancia entre la lente y la escala posicionada en la base del estativo fue de 15 cm. Esta altura fue establecida luego de realizar una prueba sencilla, que consistió en tomar fotografías de una hoja milimetrada

a diferentes alturas (5, 10, 15 y 50cm) y observar el área a partir de dónde comenzó a notarse las líneas con cierta curvatura. Luego de la prueba se concluyó que 15cm era una altura apropiada en la que en el centro del campo visual no se hallaba mayormente influenciado por la deformación de la imagen, producido por la lente de la cámara. Más detalles de esta prueba se pueden consultar en Zelditch (2004).

En la vista dorsal los cráneos fueron orientados de tal manera que los cóndilos occipitales y la serie molar quedasen paralelas a la escala gráfica. En la vista ventral se alineó la serie molar, y en vista lateral el plano sagital del cráneo se posicionó de forma paralela a la escala. Las mandíbulas fueron posicionadas de tal forma en que quedasen al mismo nivel el alvéolo del incisivo, el proceso condiloideo y el angular, alineados con la escala.

2.2.4.3. Selección y digitalización de landmarks

Los puntos anatómicos homólogos o landmarks seleccionados para este trabajo fueron del Tipo I, correspondiente a loci homólogos como unión de suturas y de Tipo II, que corresponden a curvaturas extremas *sensu* Bookstein (1991). Luego de una búsqueda en bibliografía referida a roedores, se seleccionaron 11 landmarks para la vista dorsal, 12 en vista lateral, 15 en vista ventral y 12 en la hemimandíbula (Figura 3). Los landmarks fueron digitalizados con el programa TPSDig2 (Rohlf, 2005).



2.2.4.4. Agrupamiento de las muestras

La variación morfogeométrica fue analizada de acuerdo a distintos criterios de agrupamiento de las muestras en sucesivas etapas. En una primera etapa se evaluó la consistencia de los dos grupos morfológicos propuestos para el género en base al criterio de Massoia (1976, 1980): el grupo *brasiliensis* (incluyendo actualmente a *H. brasiliensis* y *H. vulpinus*) y el grupo *sciureus* (*H. chacarius*, *H. sciureus* y *H. venezuelae*) (Pardiñas et al., 2017). Estos agrupamientos también han sido corroborados por evidencias moleculares mitocondriales y nucleares (Hanson, 2008; D'Elía et al., 2015). En esta primera instancia, *H. lagigliai* no fue incluido, debido al carácter fragmentario de su holotipo y al escaso número de ejemplares disponibles.

En una segunda etapa, se evaluó la variación geográfica de las poblaciones en cada uno de estos grupos morfológicos. Para esto se consideraron agrupamientos geográficos, establecidos a partir de un criterio de cercanía espacial y uniendo localidades más próximas entre sí. En este procedimiento se tuvo en cuenta la presencia de barreras geográficas (e.g., cadenas montañosas, desiertos) y continuidad de ambientes (Musser, 1968). Luego de algunos análisis morfométricos exploratorios, los grupos geográficos fueron reagrupados en grupos de mayor tamaño para poder trabajar con muestras más grandes y obtener resultados más robustos en los análisis estadísticos. Los ríos, en el caso de *Holochilus*, no fueron considerados *prima facie* barreras, debido a la estrecha relación de estos roedores con el medio acuático; así, antes de representar un obstáculo, los cuerpos de agua dulce podrían conformar una ruta de flujo génico dentro y entre cuencas como así también parece ocurrir con el orizomino *Nectomys* (Dadapicolla, 2014; Chiquito, 2015).

Las unidades geográficas para evaluar la variación morfogeométrica dentro de los dos principales grupos morfológicos se detallan seguidamente:

Grupo *brasiliensis* (Figura 4):

BR, muestras de los estados de Minas Gerais, Rio de Janeiro y São Paulo, Brasil;

BA, muestras de la provincia de Buenos Aires, Argentina;

ES, muestras de las provincias de Entre Ríos y Santa Fe, Argentina;

CP, muestras de la provincia de Corrientes, Argentina y del este de Paraguay;

UY, muestras de Uruguay.

Grupo *sciureus* (Figura 5):

BO, muestras de Bolivia;

CB, centro de Brasil, compuesto por muestras de los estados de Goiás, Minas Gerais y algunas localidades de Bahía;

CH, muestras del chaco húmedo argentino (provincias de Chaco y Formosa) y paraguay (departamentos Central, Concepción, Ñeembucú, Paraguari y Presidente Hayes);

CS, muestras del chaco seco paraguay (Departamentos Boquerón y Alto Paraguay);

EA, muestras del este del Amazonas, incluyendo localidades de los estados Amapá y Pará, Brasil;

NE, nordeste de Brasil, con muestras de los estados de Alagoas, Ceará, Paraíba y algunas localidades de Bahía;

NO, muestras del noroeste argentino (provincias Jujuy, Salta y Tucumán);

OA, oeste del Amazonas, incluyó localidades del estado de Amazonas, Brasil, y las muestras de Perú;

OR, cuenca del río Orinoco, que incluyó a localidades de los departamentos de Meta, Colombia y muestras de Venezuela;

SF, muestras de la provincia de Santa Fe, Argentina;

SU, muestras provenientes de Surinam.

Para la evaluación de la variación morfométrica dentro del grupo *sciureus*, en una primera aproximación se excluyeron las muestras de Bolivia (BO), ya que corresponden un área de simpatría compleja entre *H. chacarius* y *H. sciureus*. Ambas especies no se pudieron discriminar en un examen cualitativo previo.

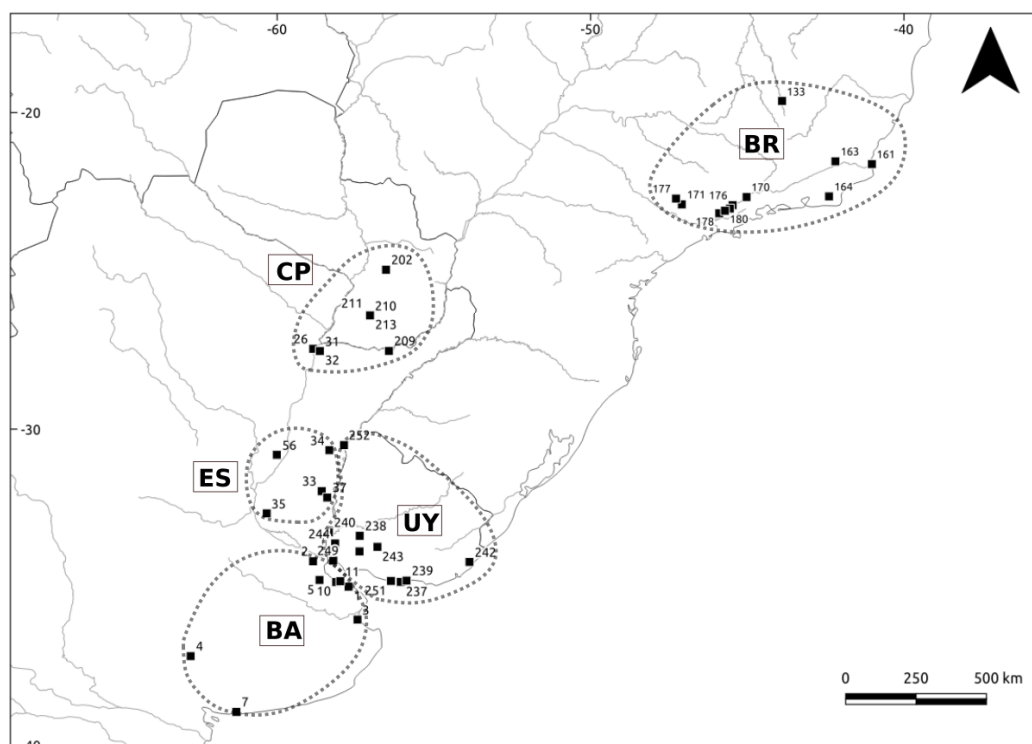


Figura 4. Mapa con los agrupamientos geográficos de ejemplares del grupo *brasiliensis*.

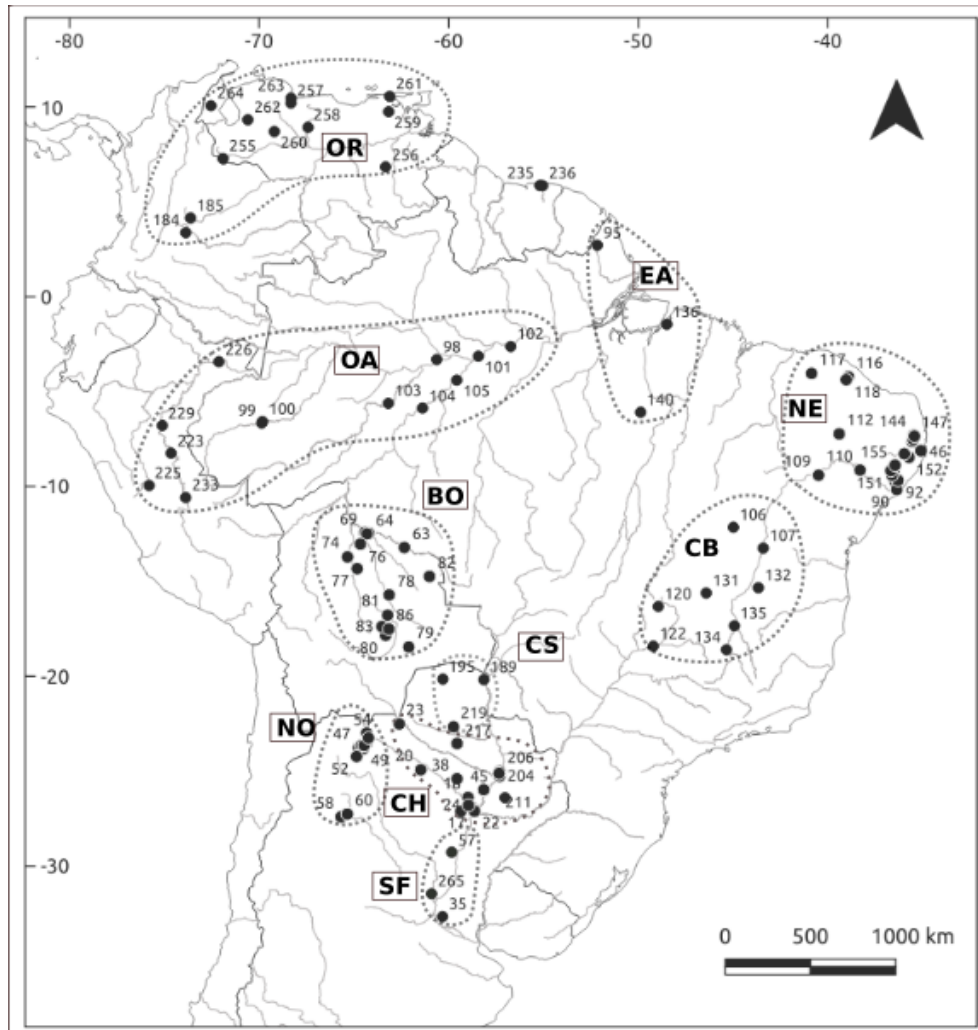


Figura 5. Mapa con los agrupamientos geográficos de ejemplares del grupo *sciureus*.

2.2.4.5. Análisis estadísticos

Las configuraciones de landmarks fueron exportadas al programa Morphoj (Klingenberg 2011), software en el que se realizaron los distintos análisis multivariados. Las matrices de coordenadas fueron superpuestas mediante un Análisis Generalizado de Procrustes (AGP) con lo cual se logró centrar, escalar y rotar todas las configuraciones de landmarks (Rohlf y Slice, 1990). Con este procedimiento, por un lado, se obtuvo el centroide –variable de tamaño–; y por otro, se generaron las coordenadas de procrustes –variables de forma– (este término aquí y en el resto de la tesis se restringe a la traducción de “shape”, que en morfometría geométrica hace referencia a las variables de forma, con la exclusión del tamaño). A partir de estos dos conjuntos de datos se

podieron analizar la forma y el tamaño por separado, así como la interacción entre ambas variables (Zelditch, 2004).

Las diferencias de tamaño entre los distintos grupos se graficaron con box-plots de los centroides, con lo cual se visualizaron la distribución y diferencias entre las muestras. La significación estadística de estas diferencias fue evaluada mediante un análisis de varianza univariado (ANOVA) y las comparaciones con Tukey Test en el paquete estadístico Past 3.18 (Hammer, 2011).

En cuanto a la forma, las coordenadas de Procrustes fueron sometidas primeramente a un análisis de componentes principales (ACP), con lo cual se buscó resumir e interpretar el patrón de la variación y covariación de las variables originales a través de las variables nuevas e independientes generadas en este tipo de análisis. El ACP indica, además, el porcentaje de variación explicada por cada vista del cráneo y la mandíbula (Zelditch, 2004; Strauss, 2010).

Posteriormente, se evaluaron las diferencias entre los grupos con un análisis de factores discriminantes (AFD) – para la comparación entre dos grupos – y análisis de variables canónicas (AVC) – cuando se compararon tres o más grupos. Mientras que el ACP describe las diferencias entre individuos, el AVC describe las diferencias entre los grupos (Strauss, 2010). La significancia de las diferencias de forma entre los grupos fue evaluada con el análisis multivariado de varianza permutacional (perMANOVA) con las coordenadas de procrustes. El programa Morphoj 1.06, adicionalmente al AVC, ofrece un test de permutación con 10.000 repeticiones con significación $p < 0.001$, además de proveer una tabla de distancias de Mahalanobis entre los grupos. Tanto el paquete Morphoj como el programa Past 3.18 (Hammer, 2011) producen una tabla de clasificación cruzada, que permite corroborar el porcentaje de asignación correcta de los individuos a los distintos grupos.

2.2.4.6. Evaluación de la alometría y corrección del efecto del tamaño sobre la forma

La alometría fue evaluada en cada grupo por separado, debido a que las regresiones tienen intersecciones específicas de grupo (Klingenberg, 2016). El efecto de la alometría fue evaluado con una regresión múltiple entre los centroides (variables independientes) y las coordenadas de procrustes (variables dependientes), con un test de permutación con 10.000 repeticiones bajo la hipótesis de independencia entre el tamaño y la forma (Klingenberg, 2016). En el caso de que la regresión múltiple indicase una influencia significativa del tamaño sobre la forma, en al menos uno de los grupos, se

realizaron los análisis multivariados (ACP y AVC) con los residuos de la regresión, como variables libres de la influencia del tamaño (Strauss, 1985).

2.2.4.7. Matrices de las tres vistas combinadas

En los análisis previos se evaluó la información aportada por cada vista del cráneo (dorsal, lateral y ventral) y la hemimandíbula, en forma separada. Posteriormente, se analizaron las tres vistas combinadas en una única matriz, para explorar la información brindada por la combinación de las mismas (Fernandes et al., 2009).

Para reducir la dimensionalidad se trabajó con una porción de los componentes principales. Previo a la selección de estas variables, se realizó una correlación entre las distancias de procrustes y las distancias euclidianas. El procedimiento consistió en realizar sucesivos test de Mantel (Mantel, 1967) entre una matriz de distancias de procrustes y una matriz de distancias euclidianas. Esta última fue calculada sucesivamente a partir de los valores ("scores") de los primeros 3 CP, 5 CP, 10 CP y así sucesivamente. Luego de realizar el análisis se comprobó que las variables estaban altamente y significativamente correlacionadas ($R \geq 0.9$; $p > 0.001$) tanto en vista dorsal, lateral, ventral del cráneo. Dependiendo de la vista, los 10 primeros CP explicaron entre el 80-90 % de la varianza.

Finalmente, se confeccionó una única matriz utilizando, como variables, los valores de los primeros 10 CP de las tres vistas del cráneo (dorsal, lateral y ventral) (Cardini et al, 2007; Fernandes et al., 2009). Con esta matriz se volvieron a realizar los análisis multivariados con los distintos criterios de agrupamiento para evaluar las diferencias entre grupos en las tres vistas combinadas, y se compararon estos resultados con los de las vistas por separado.

2.2.5 Análisis morfológico cualitativo

2.2.5.1. Evaluación de la morfología externa

Se exploró la variación del pelaje. El examen consistió en describir su aspecto general, coloración dorsal, flancos y coloración ventral. Para este último, que ha sido empleado como rasgo para discriminar algunas de las especies y subespecies (Massoia, 1971a, 1971b, 1976; Brandão y Nascimento, 2015), se describió la coloración de la base y los ápices de los pelos y la distribución de las manchas de pelos completamente blancos. También fueron comparadas las pieles de los holotipos que pudieron ser

revisados en las colecciones, o las descripciones originales, en los casos en los que no fue posible la consulta de estos ejemplares.

Debido a que había sido reportada variación de número de mamas en el grupo *sciureus* (Voss y Carleton, 1993), en el presente trabajo también se exploró el número de pezones en los grupos geográficos. Fueron incluidos sólo adultos en los que las aureolas estaban bien definidas. Se compararon los resultados obtenidos con aquellos reportados en la literatura.

2.2.6. Situación taxonómica de *H. lagigliai*

Esta especie recibió un tratamiento diferencial debido al carácter fragmentario y a la escasa cantidad de material disponible. Fueron examinados los ejemplares de la serie tipo, depositados en el MHNSR. El holotipo consiste en un cráneo y hemimandíbula derecha incompleta y en cuya etiqueta figura como localidad de procedencia “El Nihuil” (35°04’S, 68°43’O, San Rafael, Mendoza; Pardiñas et al., 2013). Además, la serie tipo incluye tres hemimandíbulas provenientes del sitio arqueológico y paleontológico Gruta del Indio (34° 45’S, 68°43’O), 28 km SE de San Rafael, Mendoza. Finalmente, para esta evaluación se han incorporado los materiales recientemente descritos por Fernández et al. (2017), que comprenden seis restos nuevos provenientes de Gruta del Indio, más uno del yacimiento Memorial de la Bandera (32° 53’52”S, 68°50’46”O) y otro del yacimiento PA14.7 (32°00’02”S, 68°54’22”O), estos dos últimos sitios arqueológicos del norte de Mendoza.

En la aproximación morfológica se evaluaron la serie de caracteres diagnósticos de *H. lagigliai* y la discusión al respecto efectuada por Fernández et al. (2017). Adicionalmente, se colocaron 15 landmarks en vista ventral del cráneo del holotipo y se siguió el mismo protocolo del análisis de morfometría geométrica explicado previamente. El procedimiento estadístico consistió en un ACP para observar la posición del holotipo en el espacio multivariado, sin tener en cuenta los grupos. Posteriormente, se procedió a la clasificación por el análisis discriminante lineal (ADL). Para esto se generó una función discriminante a partir de los residuos del ACP de la vista ventral de una muestra de *H. chacarius* y otra *H. vulpinus*. Ambas especies fueron seleccionadas debido a que *H. lagigliai* exhibe rasgos morfológicos compartidos con estas especies. Posteriormente, con la función discriminante generada se clasificó a los individuos identificados con *H. lagigliai* (Cordeiro-Estrela et al., 2006). Todos los cálculos fueron realizados con el lenguaje ‘R’ para Linux (R Development Core Team, 2016) utilizando el paquete “MASS” (Venables y Ripley, 2002).

2.2.7. Análisis filogenéticos y estimación de tiempos de divergencia

2.2.7.1. Adquisición de secuencias y análisis filogenéticos

Las secuencias utilizadas en los análisis filogenéticos fueron bajadas de GenBank, en su mayoría fueron las mismas empleadas por D'Elía et al. (2015). A las mismas se agregaron secuencias obtenidas durante la campaña realizada en el sur de la provincia de Buenos Aires en el mes de mayo de 2014, dónde fueron capturados seis individuos de *H. vulpinus* en el arroyo Las Mostazas (38°56'S; 61°18'O), 5 km al norte de la ciudad de Monte Hermoso, bajo el permiso de colecta científica 22500-23739/13 otorgado por la Dirección de Fauna y Flora de la provincia de Buenos Aires. Tanto para la captura como para el sacrificio de los animales se siguieron los lineamientos de la American Society of Mammalogists (Sikes et al., 2016). Se siguió la metodología de D'Elía et al. (2015) para la obtención de secuencias nucleotídicas del individuo CNP 6264 (número de campo JT 11) para la primera región del gen mitocondrial que codifica el citocromo b (citb) y del primer exón de la proteína de unión del interfotoreceptor del retinoide (IRBP).

Las secuencias generadas fueron editadas y alineadas en CodonCode Aligner (CodonCode Corp., Dedham, MA, USA) y ClustalX (Larkin et al., 2007), respectivamente e incorporadas a la matriz de *Holochilus* empleada en el trabajo de D'Elía et al. (2015). Secuencias de algunos taxones representantes de las otras tribus de Sigmodontinae y recuperadas desde Genbank, fueron adicionadas a las matrices con la función de outgroups (Apéndice 2).

Las medidas de divergencia genética basadas en la distancia p, fueron calculadas en el programa MEGA7 (Kumar et al., 2016), de forma individual para cada locus a fin de examinar la variación genética a distintos niveles de organización.

Los análisis filogenéticos fueron realizados mediante Inferencia bayesiana (IB) de forma independiente para cada gen y también a partir de una matriz combinada. Se efectuaron dos corridas independientes de 10^7 generaciones cada una con frecuencia de muestreo cada 1000 generaciones. El modelo de sustitución empleado incluyó seis categorías de sustitución de bases, tasa de distribución gamma y proporción de sitios invariantes. El 25% inicial de la muestra total de árboles fue descartado; los árboles restantes muestreados pertenecientes a la zona de convergencia fueron utilizados para

realizar un consenso por regla de la mayoría al 50% y obtener el soporte de cada nodo en forma de probabilidad posterior (PP).

2.2.7.2. Estimación de tiempos de divergencia

Para datar los principales eventos de diversificación al interior de *Holochilus* se estimaron los tiempos de divergencia mediante IB. Se trabajó a partir de la matriz combinada usando el programa BEASTv.1.7.2 (Drummond et al., 2012). Los parámetros utilizados fueron los siguientes: reloj molecular lognormal relajado considerando la variación de la tasa de sustitución a lo largo del tiempo con modelo de sustitución HKY y modelo de especiación de Yule. Se realizaron cuatro corridas independientes de 20^7 generaciones con frecuencia de muestreo cada 1000 generaciones. Las corridas independientes fueron examinadas con Tracer v.1.7.2 y posteriormente combinadas en LogCombiner v1.7.2 donde se descartaron los primeros 20.000 árboles. Los árboles restantes y parámetros asociados a cada nodo (e.g., edad promedio de los nodos y los rangos de densidad de probabilidades *a posteriori* asociados a cada uno de ellos) fueron condensados con el programa TreeAnnotator v.1.7.2 (Drummond et al., 2012). El análisis gráfico del árbol de consenso se llevó a cabo en FigTree v.1.3.1 (Rambaut, 2009).

Como puntos de calibración se utilizaron: i) Divergencia entre *Kunsia* y *Scapteromys*, basado en el registro de *Scapteromys hershkovitzi*, proveniente de la Formación Vorohué [2.75 Ma] (Reig 1994) y el registro fósil de *Holochilus* cf. *H. vulpinus* del Pleistoceno medio [0.78 Ma.] (Pardiñas et al., 2002; Pardiñas, 2004). Ambos puntos con distribución uniforme.

2.3. Resultados

2.3.1. Evaluación de los grupos morfológicos *brasiliensis* y *sciureus*

2.3.1.1. Tamaño

Los centroides, en todas las vistas, fueron mayores en el grupo *brasiliensis* en comparación a los del grupo *sciureus*, mostrando diferencias significativas en el t-test de todas las vistas del cráneo [dorsal ($t = -16.2$ $p < 0.001$), lateral ($t = -14.9$, $p < 0.001$), ventral ($t = -16$ $p < 0.001$)] y la hemimandíbula ($t = -15.7$ $p < 0.001$). El gráfico de barra de errores también fue concordante con el t-test, ya que los valores no se solapan (Figura 6).

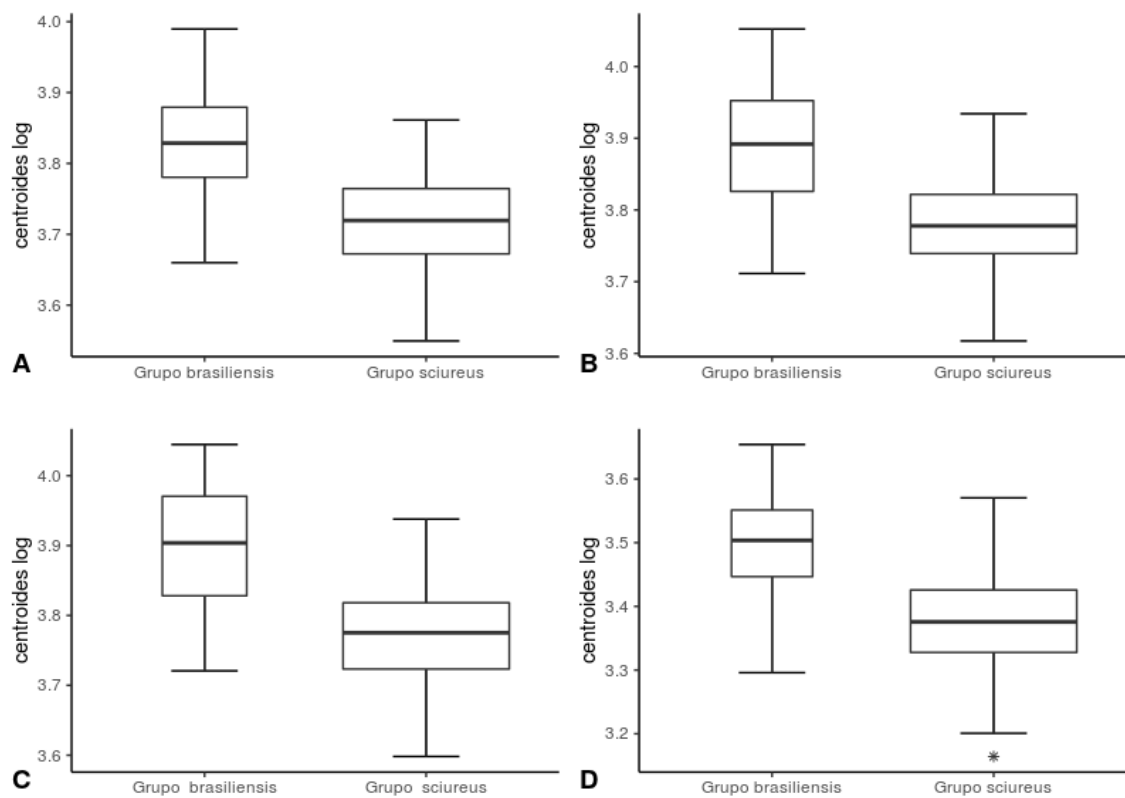


Figura 6. Box-plots de los centroides logaritmizados del grupo *brasiliensis* y el grupo *sciureus*. A. Dorsal B. Lateral. C. Ventral y D. Mandíbula.

2.3.1.2. Forma

2.3.1.3. Análisis de Componentes Principales (ACP).

En cuanto a la forma, los 4 primeros CP explicaron el 64%, 58%, 55%, 56% en vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y de la hemimandíbula, respectivamente (Figuras 7-10).

En vista dorsal el CP1 no mostró separación alguna o tendencia de agrupamientos entre ambos grupos morfológicos. Sobre este eje la forma de los cráneos varió de un patrón de huesos nasales y frontales alargados hacia el extremo positivo hasta el otro extremo en el que esas estructuras se caracterizaron por ser más cortas. Sobre el CP2 tampoco hubo una diferenciación entre ambos grupos, aunque una porción de los individuos del grupo *brasiliensis* se distribuyeron más hacia el extremo positivo de este eje, caracterizados por una placa zigomática más ancha, órbitas más profundas debido la constricción medial de la región interorbitaria y la expansión lateral del arco zigomático, mientras que en otro extremo los cráneos adquirieron una configuración opuesta, con las placas zigomáticas más cortas y las órbitas menos profundas (Figura 7.A). En el CP3 tampoco se diferenciaron los grupos, describiéndose un patrón muy similar al esbozado por el CP1. Sin embargo, sobre el CP4, los individuos correspondientes al grupo *brasiliensis* tendieron a agruparse hacia los valores positivos de este eje, con cráneos más anchos, nasales cortos y placa zigomáticas más largas, mientras que los del grupo *sciureus* mostraron unas órbitas lateralmente comprimidas y cráneos más estrechos (Figura 7.B).

En la vista lateral, tanto sobre el CP1 como sobre el CP2, los individuos de ambos grupos estuvieron ampliamente superpuestos. Sobre el CP1, las formas variaron de unos cráneos más bajos, con la espina dorsal de la placa zigomática más alta, diastema más largo y la serie molar más corta en el extremo positivo, hasta otros con el patrón opuesto, en el extremo negativo. En el CP2 tampoco se diferenciaron ambos grupos. El patrón que caracterizó a los individuos ubicados hacia el extremo positivo fue de un cráneo con el perfil dorsal cóncavo, nasales alargados anteriormente, y el diastema más corto, mientras que hacia el otro extremo del mismo eje los individuos mostraron un patrón opuesto (Figura 8.A). En el CP3, los individuos del grupo *brasiliensis* se posicionaron hacia la mitad negativa del eje, mientras que los del grupo *sciureus* tendieron a agruparse hacia la mitad positiva, aunque con un amplio solapamiento. En el extremo positivo, el cráneo del grupo *sciureus* se caracterizó por un acortamiento de la placa zigomática, alargamiento anterior de los nasales y un perfil

dorsal del cráneo más plano, mientras que los ejemplares de *brasiliensis* adquirieron un patrón opuesto hacia el otro extremo. Sobre el CP4 también hubo un amplio solapamiento entre ambos grupos, con los individuos ubicados en el extremo positivo caracterizados por un borde dorsal cóncavo del cráneo, similar al descrito para el eje negativo del CP1 (Figura 8.B).

En vista ventral, sobre el CP1 ambos grupos morfológicos estuvieron ampliamente solapados. Los ejemplares sobre el extremo positivo se caracterizaron por poseer un cráneo más ancho, placa zigomática alargada anteriormente, bulla timpánica más ancha y las series molares con mayor longitud, y con la configuración opuesta en el otro extremo. Sobre el CP2, sin embargo, el grupo *brasiliensis* se agrupó hacia la mitad negativa del eje, mientras que el grupo *sciureus* tendió hacia la mitad positiva. Los integrantes del grupo *sciureus* se caracterizaron por las series molares más largas, placa zigomática corta y bulla timpánica lateralmente expandida, mientras que los *brasiliensis* tuvieron un patrón opuesto (Figura 9.A). Sobre el CP3 y CP4 los individuos estuvieron ampliamente superpuestos, y las configuraciones de landmarks no mostraron ningún patrón claro que permita caracterizar los cambios en estos ejes (Figura 9.B).

En la hemimandíbula, sobre el CP1 ambos grupos se separaron parcialmente, con los ejemplares del grupo *brasiliensis* posicionándose hacia la mitad negativa de este eje, caracterizados por unas mandíbulas más altas, posición más vertical del proceso coronoides y expansión postero-ventral del proceso angular. Por otro lado, los integrantes del grupo *sciureus* se posicionaron mayormente hacia la mitad positiva, con unas mandíbulas más bajas, dada la proyección posterior del proceso coronoides y compresión posterior del proceso angular. Sobre el CP2 ambos grupos estuvieron completamente solapados y la variación asociada es similar a la del CP1, aunque menos pronunciada, con hemimandíbulas más altas en el extremo positivo y más bajas en extremo opuesto (Figura 10.A). Sobre el CP3 y CP4 tampoco hubo un agrupamiento claro y los cambios estuvieron vinculados principalmente a diferencias en la altura de la hemimandíbula (Figura 10.B).

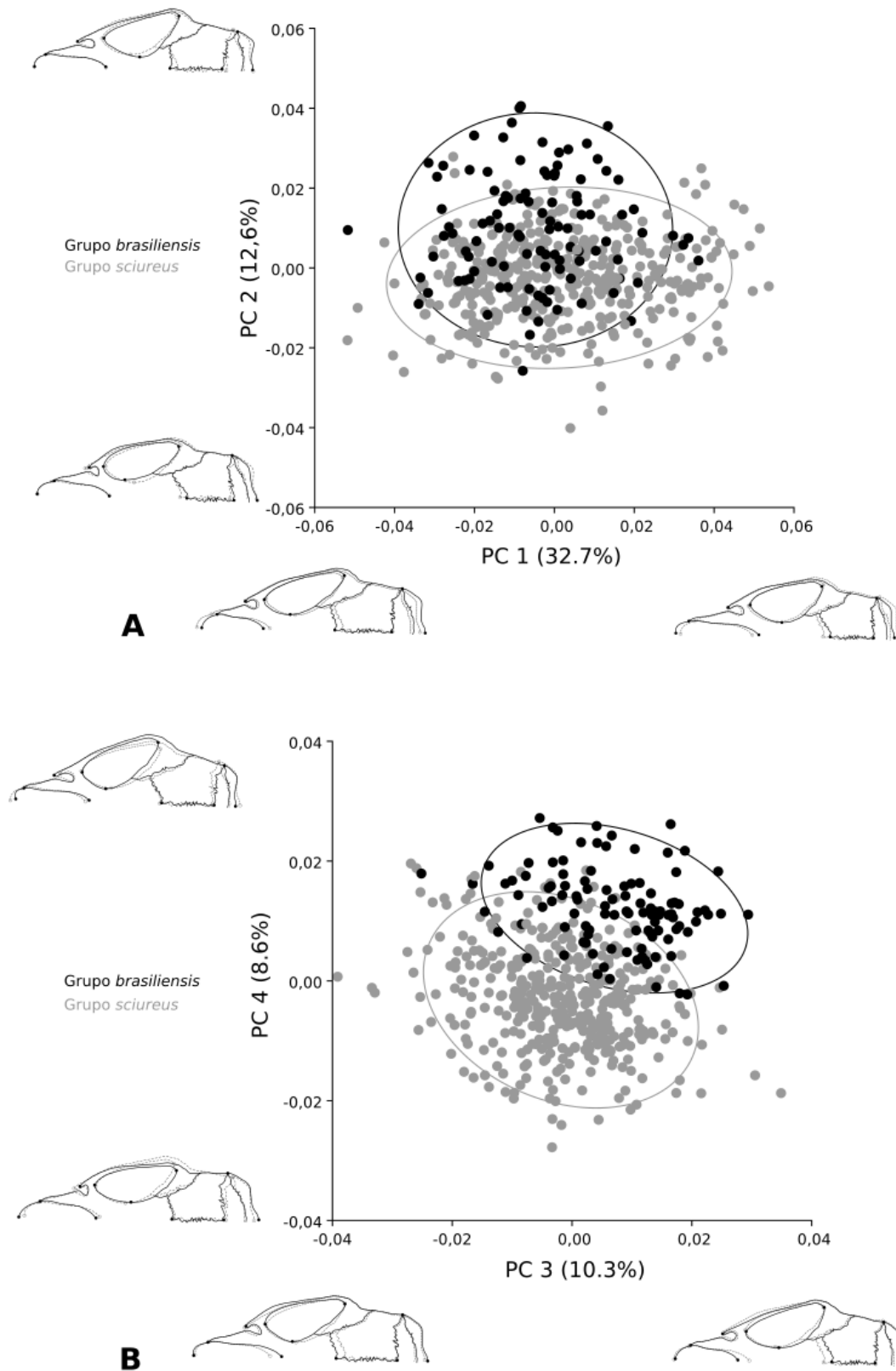


Figura 7. Componentes Principales en vista dorsal del grupo *brasiliensis* y el grupo *sciureus*. A. PC1 contra PC2; B. PC3 contra PC4.

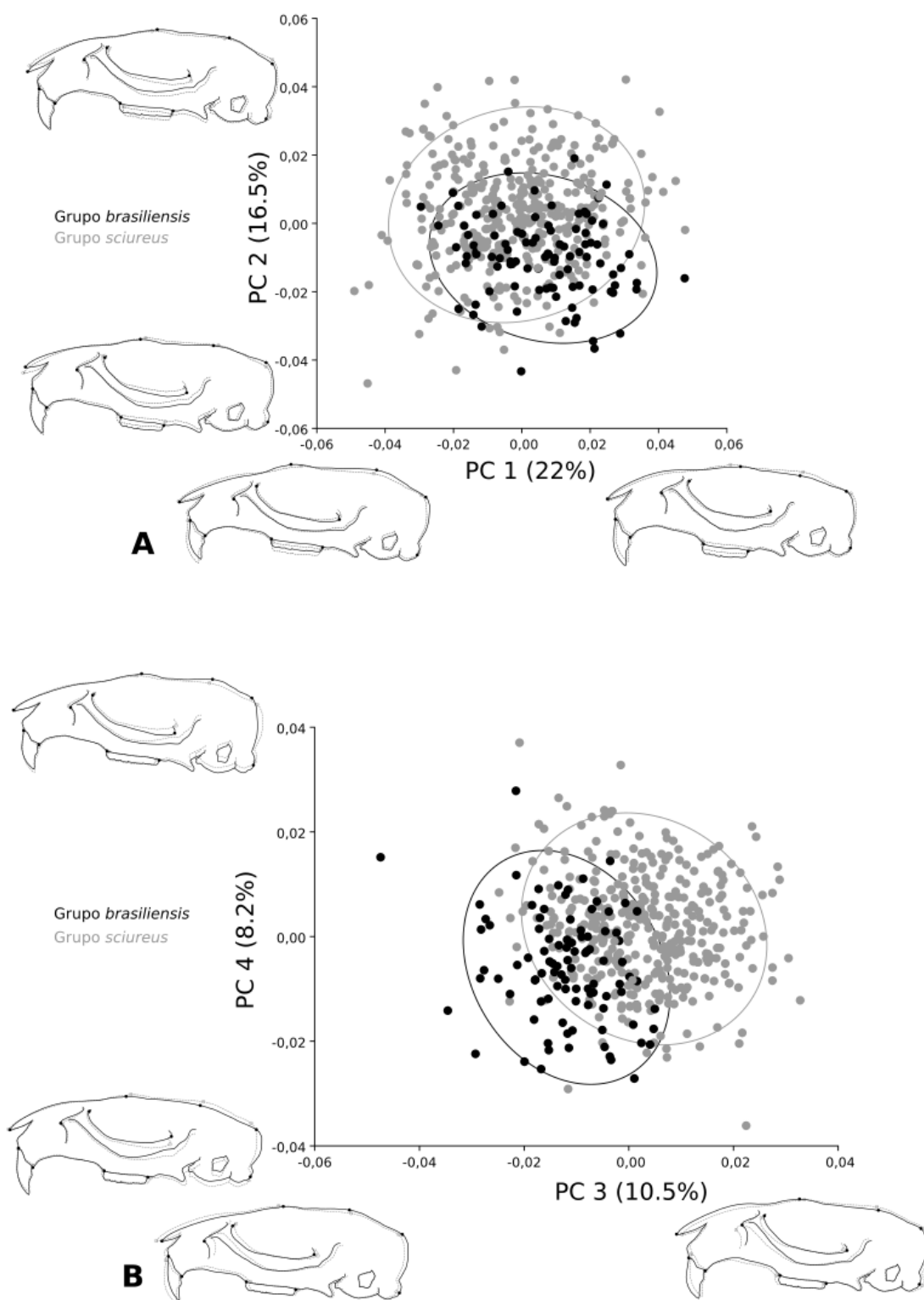


Figura 8. Componentes Principales en vista lateral del grupo *brasiliensis* y el grupo *sciureus*. A. PC1 contra PC2; B. PC3 contra PC4.

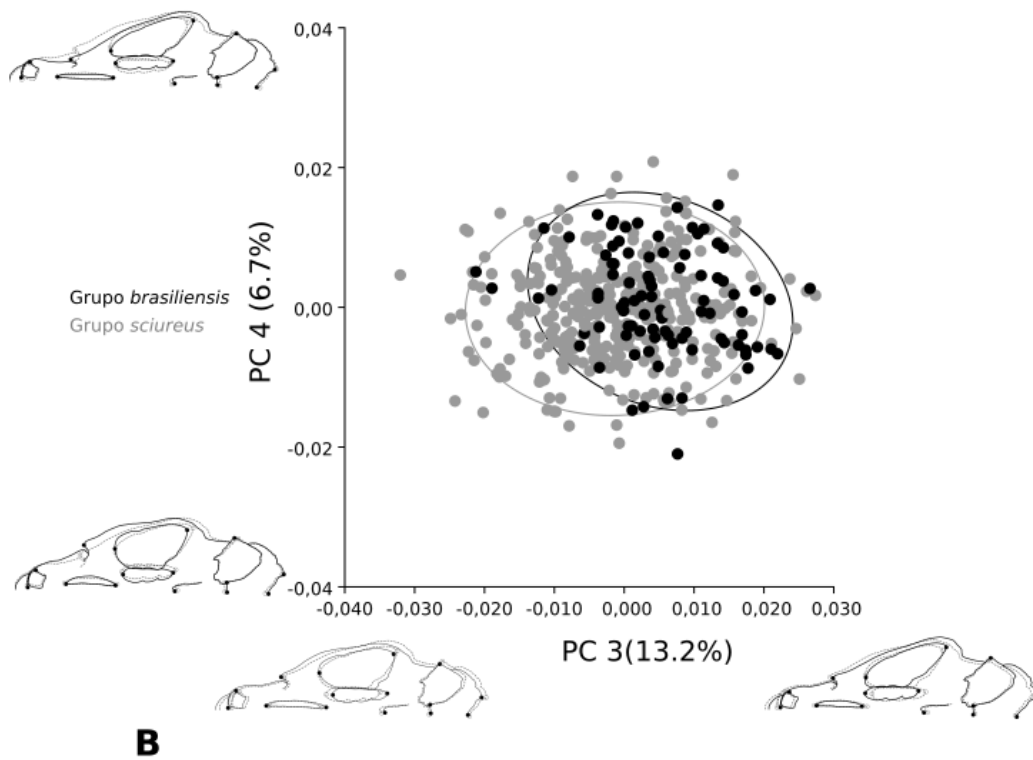
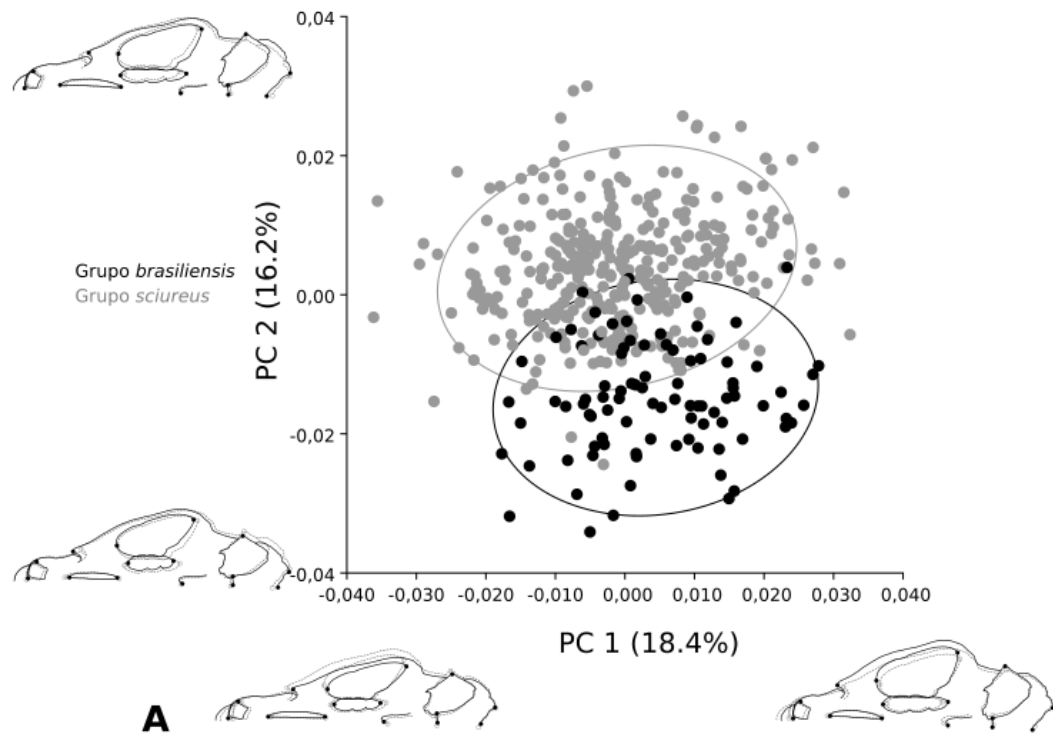


Figura 9. Componentes Principales en vista ventral del grupo *brasiliensis* y el grupo *sciureus*. A. PC1 contra PC2; B. PC3 contra PC4

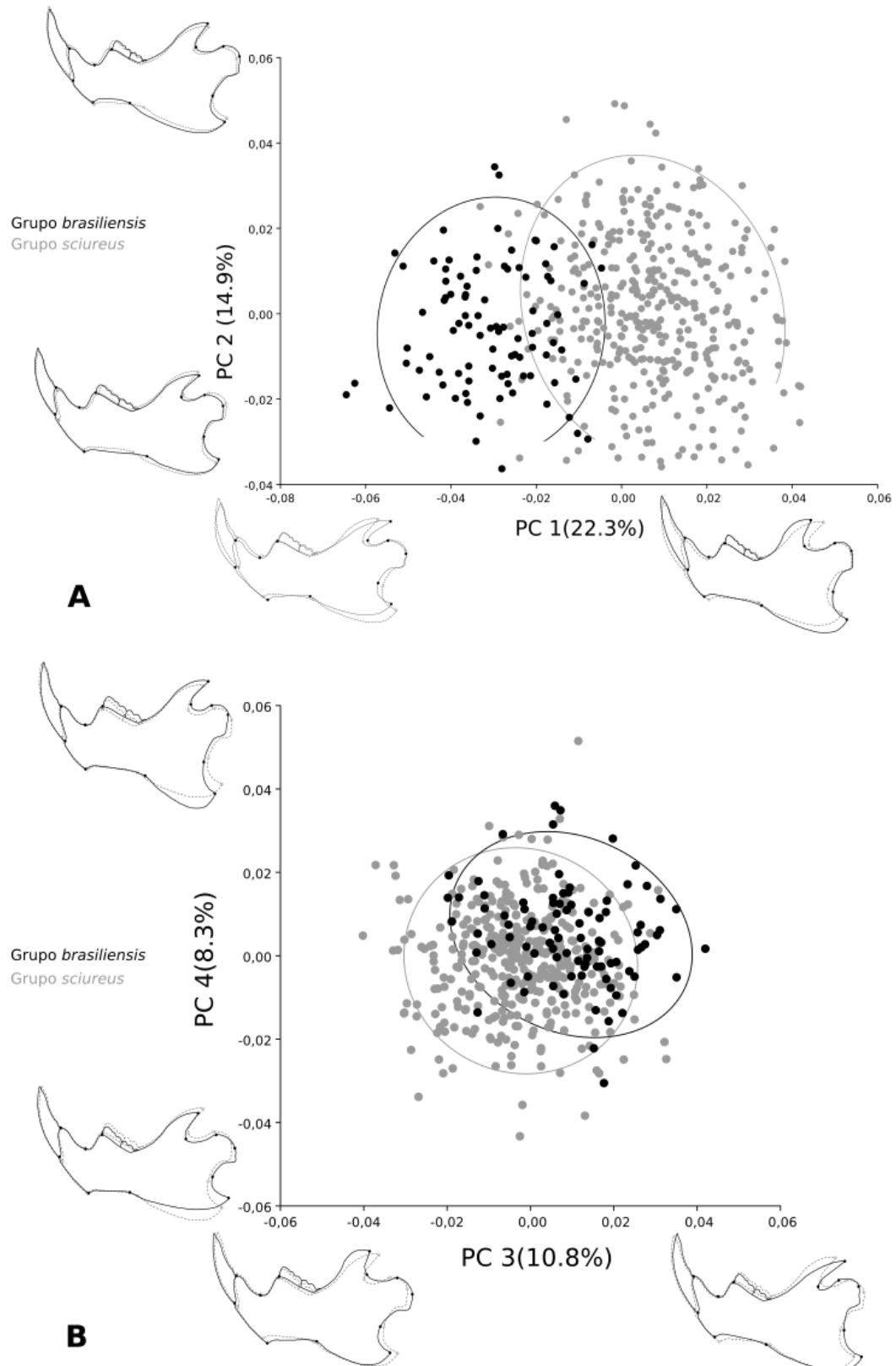


Figura 10. Componentes Principales en vista lateral de la mandíbula del grupo *brasiliensis* y el grupo *sciureus*. A. PC1 contra PC2; B. PC3 contra PC4.

2.3.1.4. Análisis de Factores Discriminantes (AFD)

El AFD separó con alto porcentaje de acierto a los individuos del grupo *brasiliensis* de aquellos correspondientes al grupo *sciureus*. El test de permutación con 10.000 repeticiones, basado en las distancias de Mahalanobis entre ambos grupos morfológicos, también fue significativo ($p < 0.0001$) en todas las vistas (dorsal= 4,2; lateral=3,9; ventral= 4,4 y hemimandíbula=4,3). La validación cruzada clasificó correctamente en sus grupos al 94.6%, 90,8%, 90,9% y 92,1% en vistas dorsal, lateral, ventral y hemimandíbula, respectivamente (Tabla 1).

Tabla 1. Tabla de validación cruzada con corrección de Jackknife, del Análisis de Factores Discriminante (AFD)

	Porcentaje de clasificación correcta		Porcentaje de clasificación correcta (Tamaño corregido)	
	Grupo <i>brasiliensis</i>	Grupo <i>sciureus</i>	Grupo <i>brasiliensis</i>	Grupo <i>sciureus</i>
Dorsal	92,1	95,3	94,7	94,3
Lateral	84,7	92,5	91,8	91,1
Ventral	87,5	91,9	90,3	93,9
Mandíbula	91	92,4	95	93,9

En cuanto a la configuración de la forma en la vista dorsal, este análisis caracterizó a los miembros del grupo *brasiliensis* por sus cráneos más anchos, nasales más cortos y la espina anteriordorsal de la placa zigomática alargada, mientras que en *sciureus* adquirieron una configuración opuesta con un cráneo más angosto, nasales alargados y placa zigomática más corta (Figura 11). En vista lateral, los individuos del grupo *brasiliensis* tuvieron cráneos con los nasales más cortos, placa zigomática más larga, y cráneo más bajo en la región del frontal y expandido posteriormente. Por otro lado, los integrantes del grupo *sciureus* mostraron nasales algo más alargados, placa zigomática más corta, y caja craneana con un aspecto dorsal cóncavo y comprimida posteriormente (Figura 12). En vista ventral, los individuos del grupo *brasiliensis* se caracterizaron por sus cráneos más anchos, placa zigomática anteriormente alargada, bulla timpánica comprimida lateralmente, forámenes incisivos más cortos y serie molar más corta, mientras que los del grupo *sciureus* tuvieron el cráneo más angosto, placa zigomática corta, bulla timpánica más ancha, forámenes incisivos y series molares más alargadas (Figura 13). En la hemimandíbula, el AFD mostró al grupo *brasiliensis* con dentarios más altos y compactos, por la proyección más vertical del proceso coronoides y expansión posteroventral del proceso angular. Por otro lado, los miembros del grupo

sciureus se caracterizaron por dentarios más bajos dada la proyección posterior del proceso coronoides y la compresión posterior del angular (Figura 14).

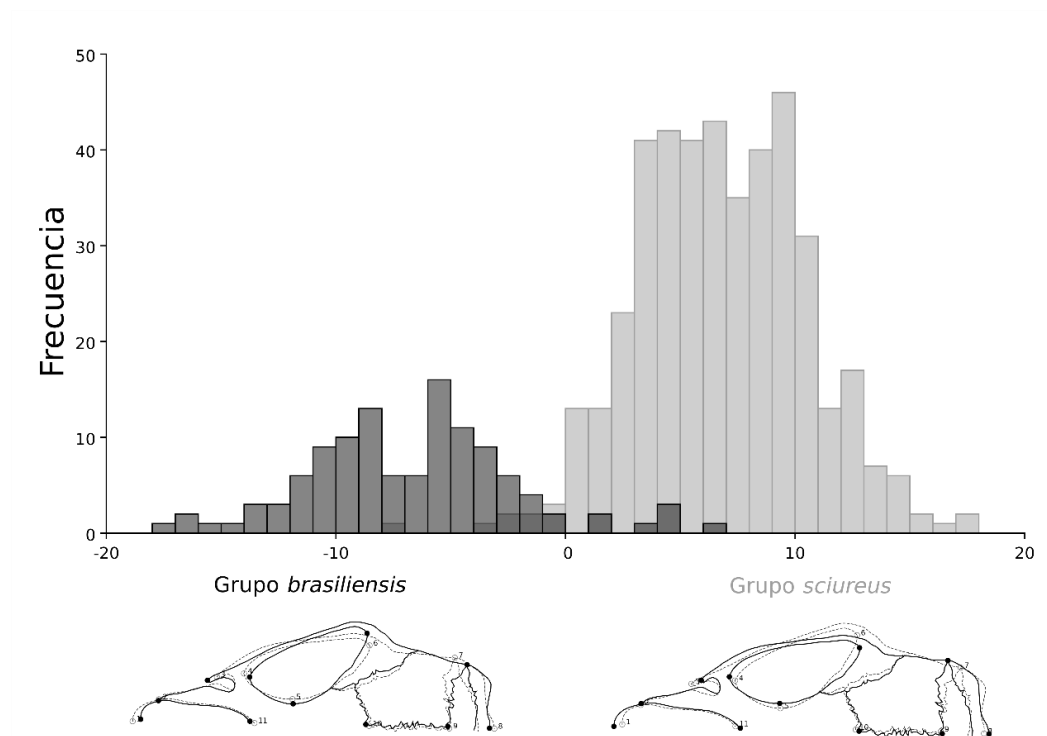


Figura 11. Factores Discriminantes en vista dorsal del cráneo del grupo *brasiliensis* y el grupo *sciureus*.

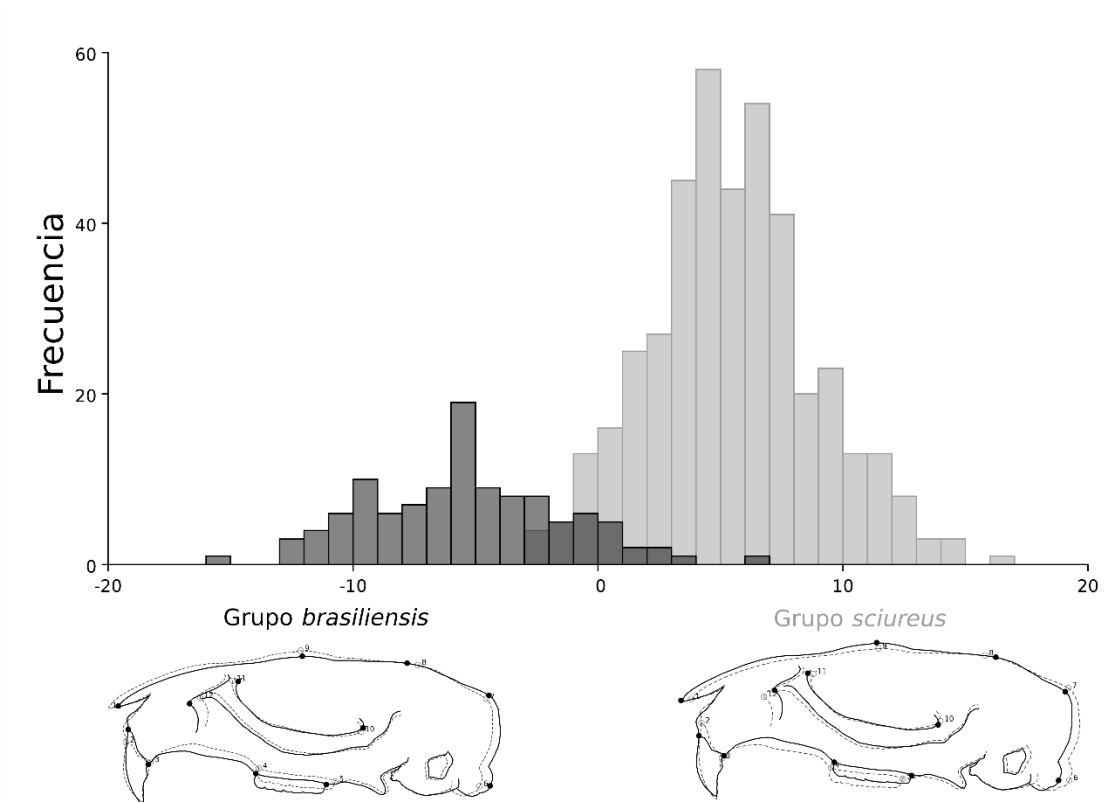


Figura 12. Factores Discriminantes en vista lateral del cráneo del grupo *brasiliensis* y el grupo *sciureus*.

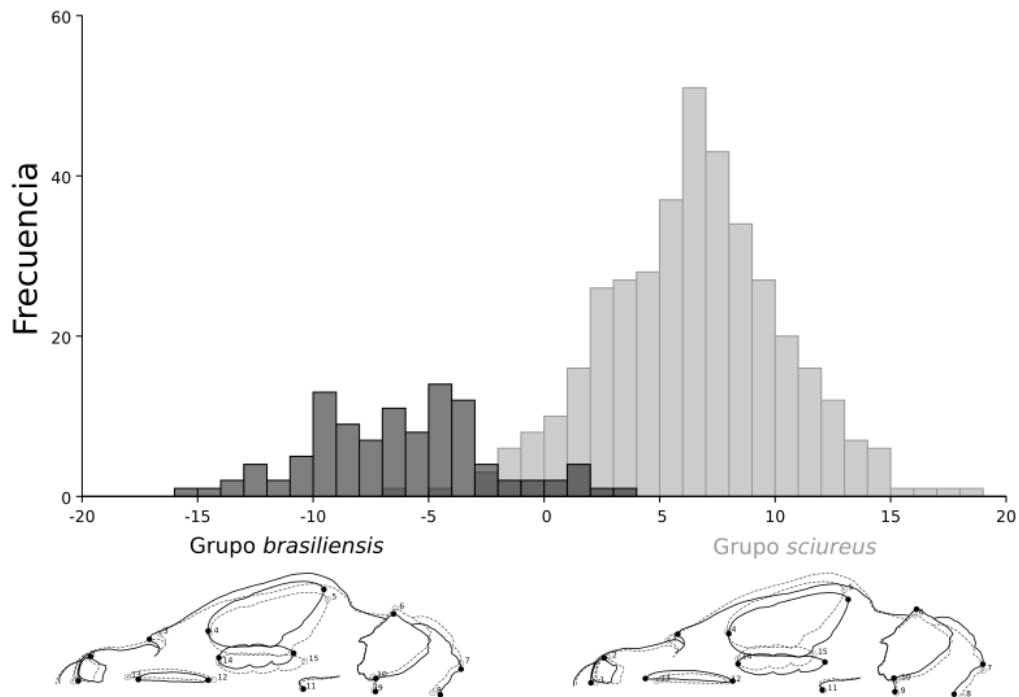


Figura 13. Factores Discriminantes en vista ventral del cráneo del grupo *brasiliensis* y el grupo *sciureus*.

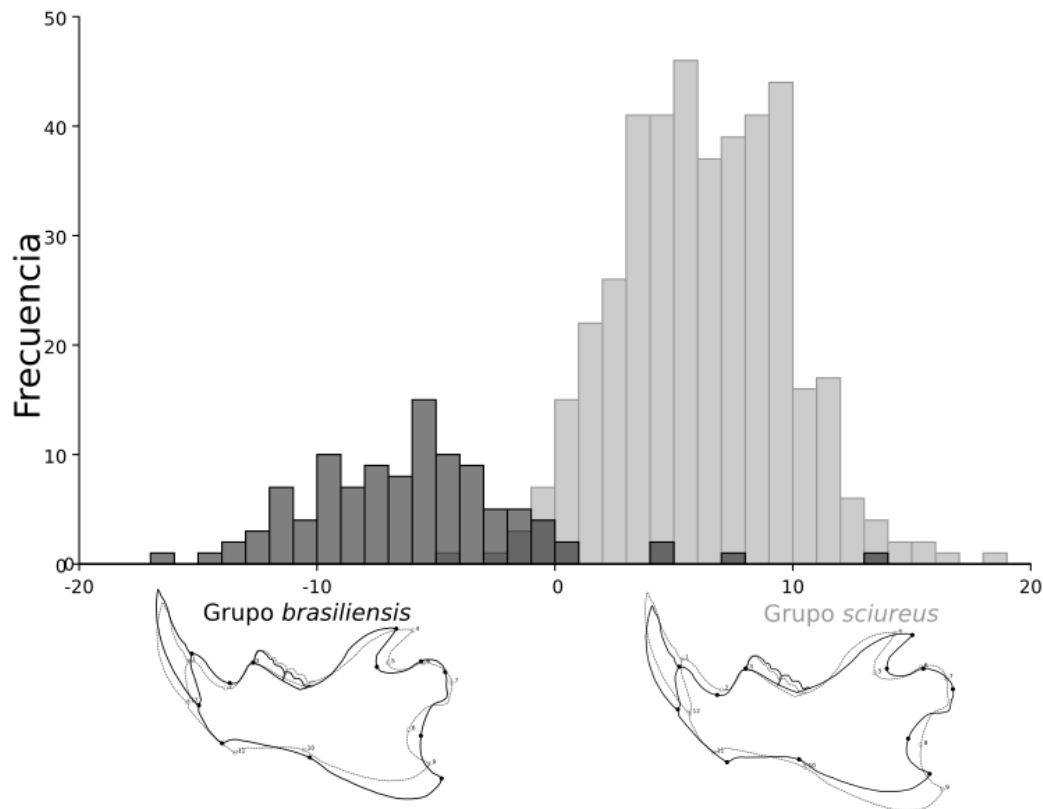


Figura 14. Factores Discriminantes en vista lateral de la mandíbula del grupo *brasiliensis* y el grupo *sciureus*.

2.3.1.5. Evaluación de la alometría en los grupos morfológicos *brasiliensis* y *sciureus*

La regresión múltiple reveló que el tamaño (centroides) tuvo una influencia significativa sobre la forma (coordenadas de procrustes) [test de permutación con 10.000 repeticiones]. En el grupo *brasiliensis* el tamaño explicó la forma en un 10.7%, 20%, 13.1% y 6.1% de las vistas dorsal, lateral, ventral del cráneo y la hemimandíbula, respectivamente. Por otro lado, en el grupo *sciureus* estos valores fueron de 7.6%, 9.5%, 11.7% y 3.3%, las regresiones en todas las vistas fueron altamente significativas ($p < 0.0001$).

En la vista dorsal, el incremento del tamaño estuvo asociado con el alargamiento de los nasales, un cráneo lateralmente comprimido y un alargamiento de la placa zigomática. En vista lateral, el crecimiento fue acompañado con un cráneo más bajo, nasales más altos, alargamiento del diastema y acortamiento de las series molares. En vista ventral, también el aumento del tamaño estuvo asociado con la compresión lateral del cráneo, así también como con una bulla timpánica más delgada y series molares más

cortas. Finalmente, en la hemimandíbula el aumento de tamaño estuvo asociado a un aumento de la altura de la hemimandíbula (Figuras 15.A-D).

Debido a que la regresión demostró que la forma está influenciada significativamente por el tamaño, se volvió a realizar el AFD sobre los residuos de la regresión múltiple, como variables sin influencia del tamaño. El resultado de este nuevo análisis mejoró ligeramente las asignaciones de los individuos a sus respectivos grupos (Tabla 1). Asimismo, al quitar el efecto del tamaño, las configuraciones de forma también variaron ligeramente. En las vistas dorsal, lateral y de hemimandíbula no se verificaron cambios. Sin embargo, en la vista ventral, al eliminar el efecto del tamaño, la serie molar se mostró más corta en el grupo *sciureus*, así como también la bulla timpática adquirió una forma lateralmente comprimida.

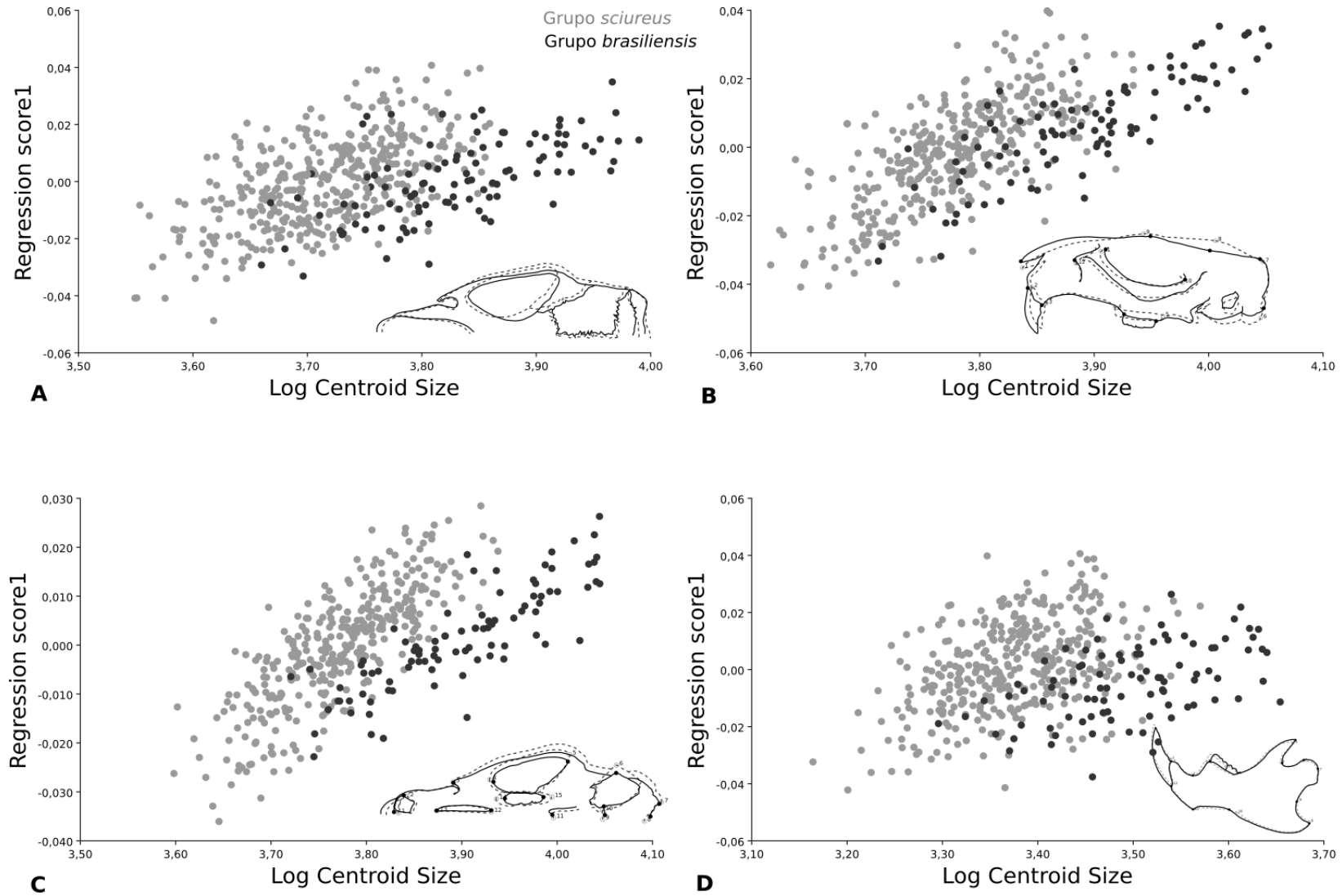


Figura 15. Regresión múltiple entre los centroides logaritmizados y las coordenadas de procrustes en los grupos *brasiliensis* y *sciureus*. A. Dorsal B. Lateral C. Ventral y D. Mandíbula.

2.3.1.6. Matriz combinada de las vistas del cráneo

Al realizar el ACP, con los valores de los 10 primeros componentes principales de las tres vistas del cráneo en una matriz combinada, los primeros cuatro ejes explicaron el 48.4% (CP1= 16,8%, CP2= 14.4%, CP3= 9.1% y CP4=8.1%) de la variación (Figura 16). Posteriormente, el AFD separó a los grupos, clasificando correctamente en un 98.8% a los individuos en sus respectivos grupos (Tabla 2).

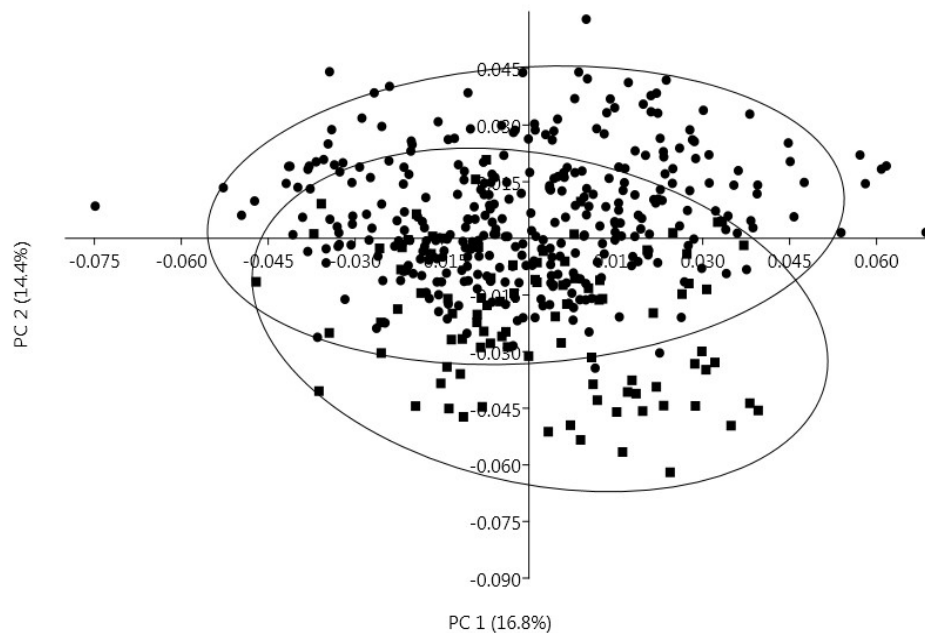


Figura 16. Componentes Principales 1 y 2 de la matriz combinada del cráneo (dorsal, lateral y ventral). Cuadrados= Grupo *brasiliensis*; círculos = Grupo *sciureus*.

Tabla 2. Tabla de validación cruzada de la matriz combinada, con corrección de Jackknife.

	Porcentaje de clasificación correcta	
	Grupo <i>brasiliensis</i>	Grupo <i>sciureus</i>
Grupo <i>brasiliensis</i>	94 (98.9%)	1
Grupo <i>sciureus</i>	4	331 (98.8%)

2.3.2. Variación geográfica dentro de los grupos morfológicos

2.3.2.1. Grupo *brasiliensis*

2.3.2.1.1. Tamaño

El tamaño mostró un patrón muy similar en todas las vistas, siendo los grupos geográficos ES y UY los de mayor tamaño y BR y CP, los más pequeños. En todas las vistas, las diferencias fueron significativas (test de ANOVA; dorsal: $F=28.2$ $p<0.0001$; lateral: $F=34.3$, $p<0.0001$; ventral: $F=26.9$ $p<0.0001$; hemimandíbula: $F=26.2$ $p<0.0001$) (Figura 17; Tabla 3,).

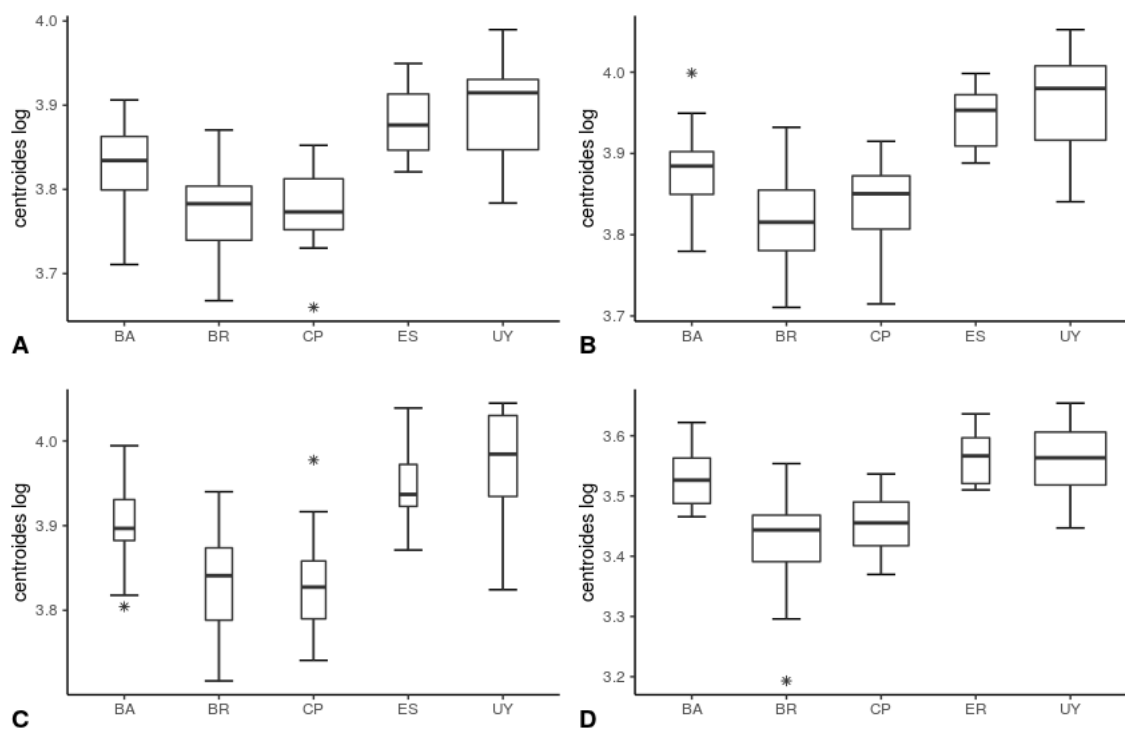


Figura 17. Box-plots de los centroides logaritmizados de los agrupamientos geográficos dentro del grupo *brasiliensis*.

Tabla 3. Tabla de comparación pareada dentro del grupo *brasiliensis* basada en el test de Tukey. Valores Q ; significancia: * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$

		BA	BR	CP	ES	UY
BA	d		3,89	3,24	3,77	5,9**
	l		4,09*	2,86	3,73	6,34**
	v		4,53*	4,67*	2,7	5,33**
	m		6,21**	4,58*	1,48	1,71
BR	d	3,89		0,61	7,85**	12,29**
	l	4,09*		1,46	8,13**	12,7**
	v	4,53*		0,35	7,01**	11,5**
	m	6,21**		1,8	6,59**	11,9**
CP	d	3,24	0,61		7,15**	10,9**
	l	2,86	1,46		6,97**	11,3**
	v	4,67*	0,35		7,08**	11,3**
	m	4,58*	1,8		5,33*	8,75**
ES	d	3,77	7,85**	7,15**		1,03
	l	3,73	8,13**	6,97**		1,68
	v	2,7	7,01**	7,08**		1,74
	m	1,48	6,59**	5,33*		0,38
UY	d	5,9**	12,29**	10,9**	1,03	
	l	6,34**	12,7**	11,3**	1,68	
	v	5,33**	11,5**	11,3**	1,74	
	m	1,71	11,9**	8,75**	0,38	

2.3.2.1.2. Forma

El test de perMANOVA retornó valores significativos para las coordenadas de Procrustes en las tres vistas de cráneo (Dorsal: $F = 4.4$ $p < 0.0001$; lateral: $F = 4.8$, $p < 0.0001$; ventral: $F = 4.1$ $p < 0.0001$) y la hemimandíbula ($F = 3.7$ $p < 0.0001$).

2.3.2.1.3. Análisis de Variables Canónicas (AVC)

En vista dorsal, los CV1 y CV2 explicaron el 87.2% (67.1% y 20.1%) de la variación. Sobre el CV1, los individuos del grupo geográfico BR tendieron a separarse sobre la mitad positiva, con unos cráneos con los nasales expandidos anteriormente, placa zigomática más corta y la región interorbitaria ensanchada, mientras que sobre la mitad negativa se dispusieron el resto de los grupos, con amplio solapamiento. Sobre el CV2 los grupos geográficos CP y ES se agruparon hacia la mitad positiva con los nasales y la placa zigomática también expandidos anteriormente. Sin embargo, sobre

este eje los individuos del grupo geográfico UY se posicionaron hacia la mitad negativa, mostrando una configuración opuesta (Figura 18.A).

En vista lateral, el CV1 y CV2 explicaron el 83.9% (62.1% y 21.7%, respectivamente). En CV1, nuevamente los grupos BR y CP se posicionaron más hacia la mitad negativa de este eje, mostrando unos cráneos con el borde dorsal más cóncavo, nasales expandidos anteriormente, placa zigomática y diastema más cortos, mientras que los otros grupos tendieron a posicionarse hacia la mitad positiva de este eje, mostrando una configuración de la forma opuesta a la antes descripta. Sobre el CV2, todos los grupos estuvieron ampliamente solapados (Figura 17.B).

En vista ventral, el CV1 y CV2 explicaron el 70.8% (44.3% y 26.5%, respectivamente) de la variación. Sobre el CV1, el grupo geográfico BR tendió a separarse parcialmente hacia el extremo positivo, exhibiendo una placa zigomática más corta, bulla timpánica lateralmente expandida y serie molar más larga, mientras que hacia la mitad negativa el resto de los grupos estuvieron ampliamente solapados y mostraron una configuración opuesta (Figura 18.C).

En el caso de la hemimandíbula, el CV1 y CV2 explicaron el 91.3% (72.9% y 18.4%, respectivamente) de la variación entre los grupos. Sobre el CV1, los individuos del grupo geográfico UY tendieron a agruparse hacia el extremo positivo, mostrando dentarios con el proceso coronoides proyectado posterodorsalmente, escotadura sigmoidea bien excavada y el proceso angular expandido posteriormente, mientras que hacia la mitad negativa se agruparon los individuos del grupo geográfico BR con una configuración opuesta (Figura 18.D).

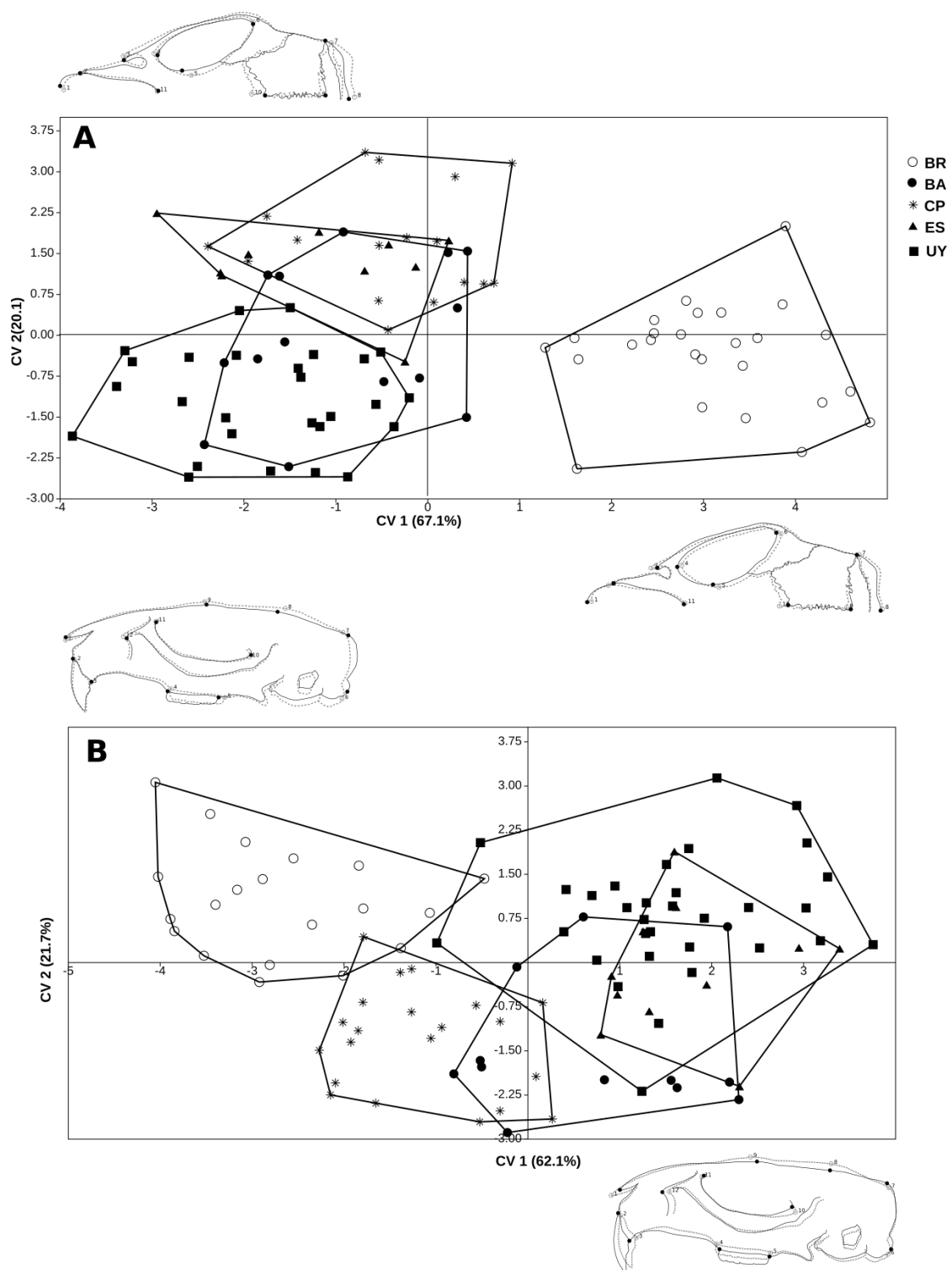


Figura 18. A-B. Análisis de Variables Canónicas (AVC) de grupos geográficos dentro del grupo *brasiliensis*. A. Vista Dorsal; B. Vista lateral.

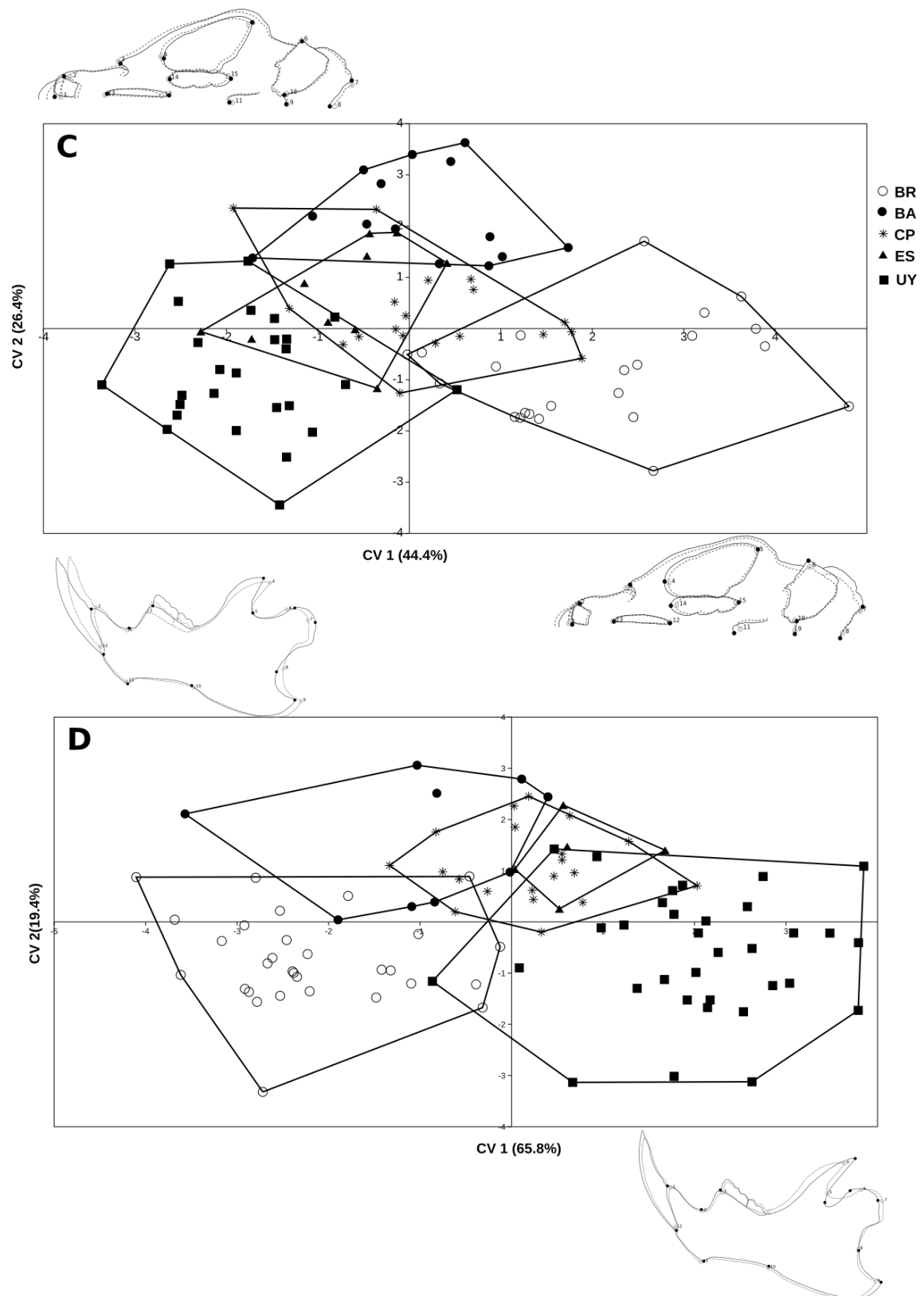


Figura 18. C-D. Análisis de Variables Canónicas (AVC) de grupos geográficos dentro del grupo *brasiliensis*. C. Vista ventral; D. Vista lateral de la mandíbula.

2.3.2.1.4. Análisis de agrupamientos en el grupo *brasiliensis*

Con este análisis se produjeron fenogramas que revelaron patrones de agrupamiento con cierta estructuración geográfica muy similar en todas las vistas. Para la vista dorsal, el fenograma mostró dos agrupamientos principales: el grupo geográfico BR, que incluye a las poblaciones del centro-este y costa Atlántica de Brasil versus otro agrupamiento compuesto por los demás grupos geográficos (BA, CP, ES, UY). Dentro de este último se formaron dos sub-agrupamientos: uno que incluyó a las poblaciones del centro y nordeste de Argentina y este de Paraguay (ES, CP) y otra agrupación formada con las poblaciones de Buenos Aires (BA), Argentina, y Uruguay (UY). Tanto en vista lateral como en la ventral se repitió el patrón de los dos agrupamientos mayores; sin embargo, los subagrupamientos fueron distintos, con ES y UY formando un grupo por un lado, y BA junto a CP formando otro grupo. En los análisis de la hemimandíbula, se formaron dos agrupamientos, por un lado BR y BA, y por otro uno compuesto por CP, ES y UY (Figura 19.A-D).

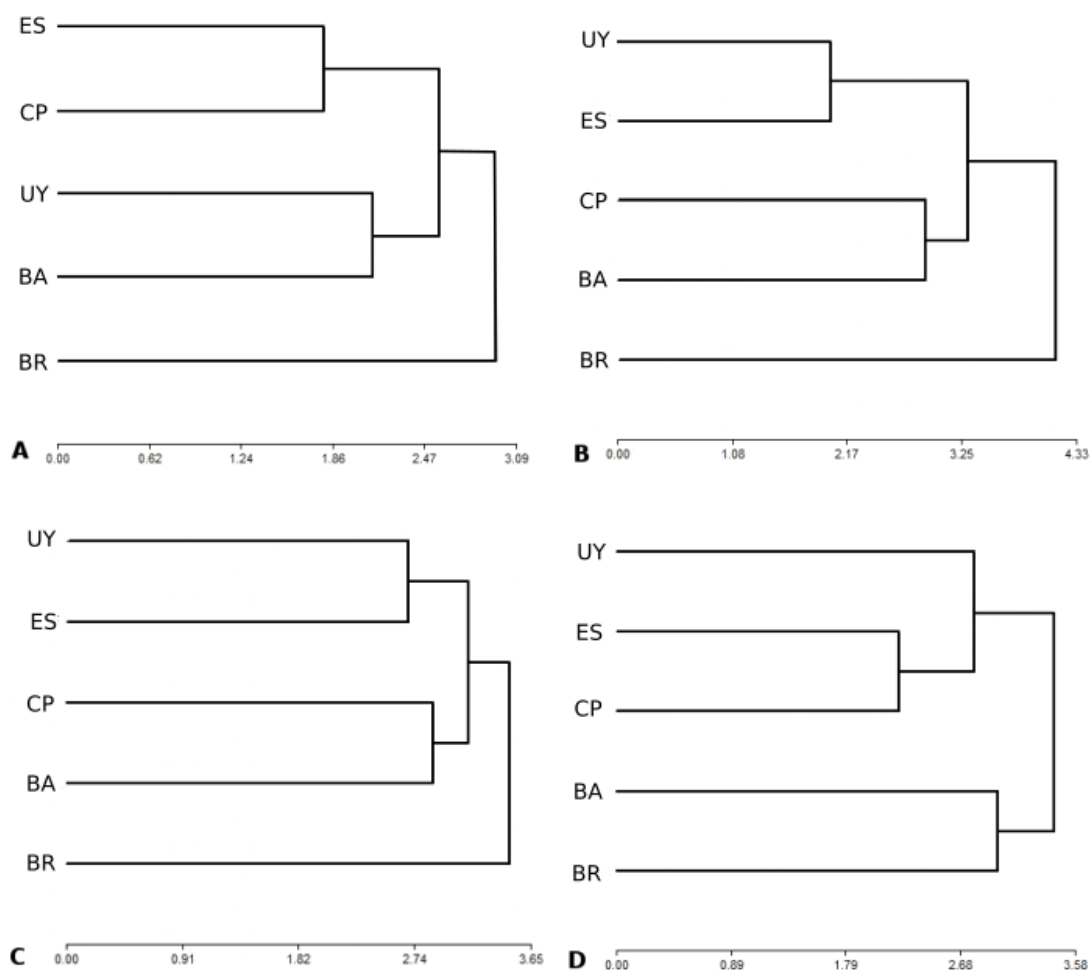


Figura 19. Dendrogramas de las distancias de Mahalanobis entre los agrupamientos geográficos dentro del grupo *brasiliensis*, basados en el método de encadenamiento promedio (UPGMA).

2.3.2.1.5. Evaluación de la alometría en el grupo *brasiliensis*

La regresión demostró que el tamaño influyó significativamente ($p < 0.0001$) sobre la forma (test de permutación con 10.000 repeticiones), explicando el 7.2%, 12.3%, 11.5% y 7.2% de la variación en vista dorsal, lateral, ventral y hemimandíbula, respectivamente.

Dado que el tamaño explicó significativamente la forma, se volvió a realizar el AVC sobre los residuos de la regresión. En vista dorsal, sobre el CV1 el grupo geográfico BR se posicionó en el extremo negativo y exhibió una configuración muy similar al análisis previo al sacar el efecto del tamaño, con la diferencia de un cráneo más estrecho y que no ocurre un acortamiento de la placa zigomática. En vista lateral, sobre el CV1, los individuos pertenecientes al grupo BR se posicionaron hacia el extremo positivo, aunque manteniendo algunas características previas a la extracción

del tamaño, pero mostrando una serie molar más corta y una expansión del diastema. En vista ventral, la configuración se mantuvo igual. En la hemimandíbula no se detectaron cambios en la configuración de la forma, respecto del análisis previo.

2.3.2.1.6. Matriz combinada de las tres vistas del cráneo en el grupo *brasiliensis*

Al realizar el AC los dos primeros ejes (CV1 y CV2) explicaron el 73.5% de la variación. La matriz de validación cruzada clasificó correctamente el 57.8% de los individuos a sus respectivos grupos. El gráfico mostró al grupo geográfico BRA separado del resto sobre el CV1, mientras que CP tendió a posicionarse hacia el extremo negativo del CV2, aunque ampliamente solapado con las otras muestras (Figura 20).

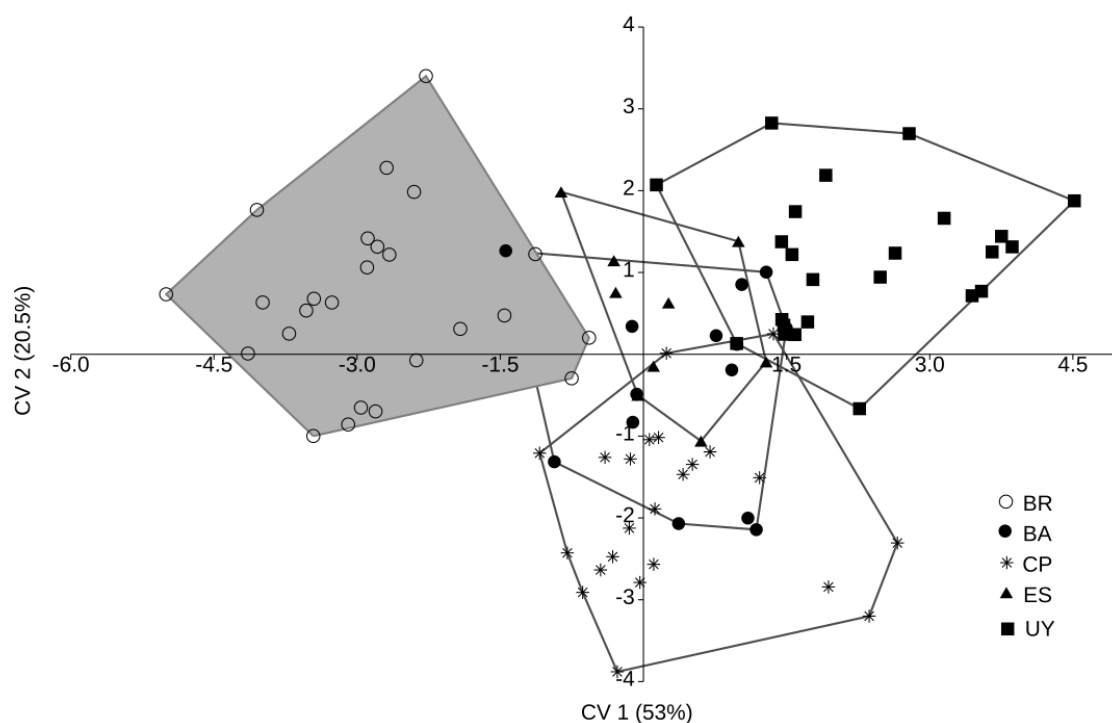


Figura 20. Análisis de Variables Canónicas (AVC) de los grupos geográficos dentro del grupo *brasiliensis* con la matriz combinada de las tres vistas del cráneo (Dorsal, lateral y ventral).

2.3.2.1.7. Caracterización del pelaje ventral de los grupos geográficos dentro del grupo *brasiliensis*

En la coloración ventral se detectó una cierta congruencia geográfica con las evidencias moleculares y morfométricas. Los ejemplares del grupo geográfico del sudeste de Brasil (BR), que incluyó a ejemplares de Lagoa Santa, Minas Gerais (donde se ha restringido la localidad típica de *H. brasiliensis*), se caracterizaron por el pelaje ventral de base grisácea, con los ápices de los pelos ocráceos oscuros, cubriendo la mayor parte del abdomen, pero a la vez exhibiendo manchas de pelos completamente blancos en la región del mentón y cuello (Figuras 21.A-B). Los individuos provenientes del sur de Buenos Aires se caracterizaron por pelos de base grisácea plumiza a blanca, y las puntas de color castaño-anaranjado cubriendo gran parte la región abdominal, pero exhibiendo sectores con formas irregulares, incluyendo manchas de pelos completamente blancos en la región inguinal, cuello y mentón (Figura 21.F). Por otro lado, los individuos del norte de Buenos Aires, noreste de Argentina (Santa Fe, Entre Ríos, Corrientes) y este de Paraguay se caracterizaron por el vientre predominantemente blanco (excepto algunos individuos levemente anaranjados) (Figuras 21.C-D). Las poblaciones de Uruguay mostraron mayoritariamente el patrón ventral de blanco predominante, con la excepción de algunos ejemplares, en los que el vientre fue anaranjado pálido, con cierto parecido a las poblaciones del sur de Buenos Aires (Figura 21.E).



Figura 21. Vista ventral de pieles de ejemplares de algunas localidades del grupo *brasiliensis*. A. Taubaté, SP, Brasil; B. Lagoa Santa, MG, Brasil; C. Cnel. Oviedo, Caaguazu, Paraguay; D. Estero Valenzuela, Corrientes, Argentina; E. Cardona, Soriano, Uruguay; F. Canal La Porteña, Bahía Samborombon, Buenos Aires, Argentina.

2.3.2.8. Número de mamas de los grupos geográficos dentro del grupo *brasiliensis*

Pese a que fueron pocos los ejemplares disponibles para contabilizar el número de mamas, estos son valiosos ya que representan áreas geográficas previamente no exploradas en base a este rasgo. Estas muestras provienen de localidades del grupo geográfico del centro y sudeste de Brasil. En todos los casos estudiados, el número total de mamas fue de 16 (8 pares), distribuidos en un par pectoral, postaxial, abdominal e inguinal, de acuerdo a la tipificación de Voss y Carleton (1993; Tabla 4).

Tabla 4. Conteo de pares de mamas en ejemplares de varias localidades de muestras del grupo *brasiliensis* y grupo *sciureus*.

Localidades	Ejemplares	Nro de mamas
Alagoas, Brasil		
Manimbu	MZSP7540	8
Amapá, Brasil		
Oiapoque	MN20632	8
Bahía, Brasil		
Barreiras	MN4166, 4175, 4176	10
Juazeiro	MN8339	10
Bom Jesus da Lapa	MN4149	10
Ceará, Brasil		
Tupinamba	MN10167	8
Crato	MN1515, 1522, 7751, 7756, 7767, 7769, 7770, 17600	8
Guaraciaba do Norte	MN66450, 66452, 66453, 66456, 66458, 66459	8
Itapage	MN66463, 66464	8
Ipu	MN66469, 66471	8
Mato Grosso, Brasil		
Ilha Taiama	MZSP13462, 19536, 19537, 19539, 19540	10
Para, Brasil		
Utinga, Belem	MZSP20927	8
Sao Paulo, Brasil		
Sao Paulo	MN67200	8
Represa Americana	MN24177	8

2.3.2.2. Grupo *sciureus*

2.3.2.2.1. Tamaño

En todas las vistas se obtuvo una tendencia de los centroides similar, siendo los grupos geográficos OA, OR y SF aquellos que contuvieron los individuos más grandes, mientras que EA, CA y CP, los más pequeños, en todos los casos mostrando diferencias significativas (ANOVA; dorsal: $F= 4.0$, $p < 0.0001$; lateral: $F= 4.1$, $p < 0.001$; ventral: $F= 3.7$, $p < 0.001$; hemimandíbula: $F= 3.7$, $p < 0.0001$) (Figuras 22.A-D; Tabla 5).

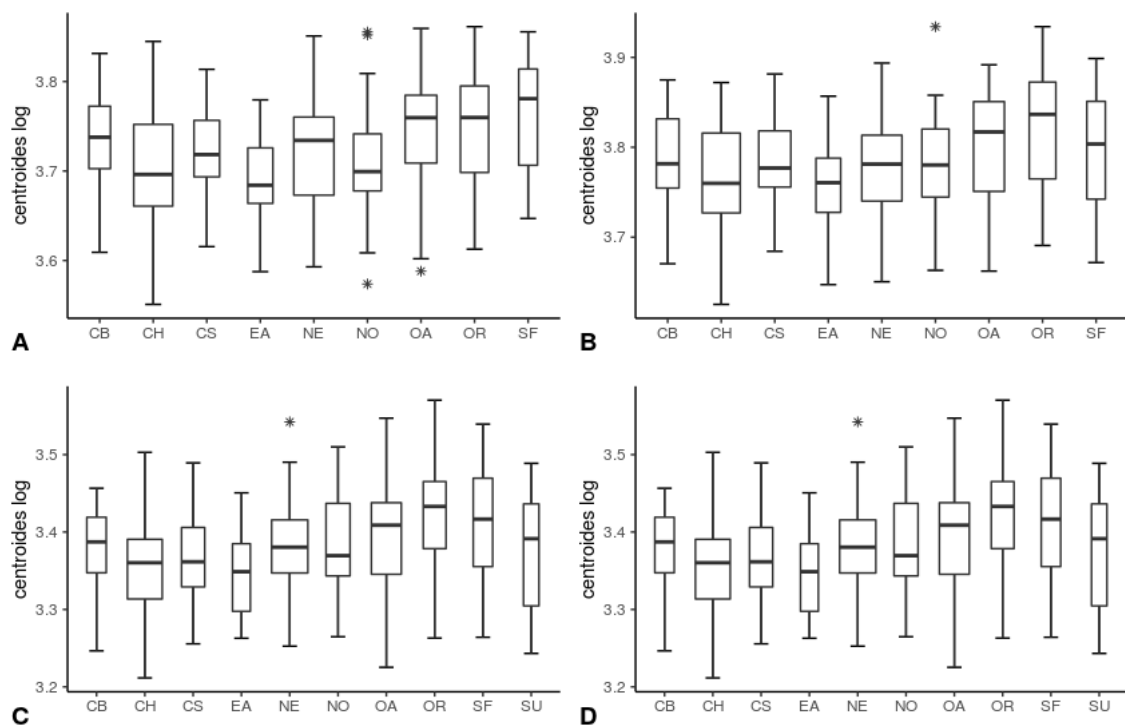


Figura 22. Box-plots de los centroides logaritmizados de los agrupamientos geográficos dentro del grupo *sciureus*.

Tabla 5. Tabla de comparación pareada dentro del grupo *sciureus* basada en el test de Tukey. Valores Q; significancia: * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$

		CB	CH	CS	EA	NE	NO	OA	OR	SF	SU
CB	d		3,13	1	3,44	1,38	2,14	0,74	0,83	1,9	
	l		1,84	0,19	2,42	1,1	0,72	1,19	2,84	0,95	
	v		1,82	0,16	1,5	0,34	0,89	2,18	3,07	1,66	
	m		1,68	0,45	1,92	0,45	0,9	1,59	3,41	2,75	0,05
CH	d	3,13		2,24	0,93	2,6	0,9	5,1*	4,9*	5,07	
	l	1,84		2,58	1,03	1,07	1,17	3,84	5,66*	2,68	
	v	1,82		1,97	0,08	2,23	3,39	5,08*	6,47**	3,84	
	m	1,68		1,32	0,74	3,15	3,14	4,47	6,29**	5,08*	1,34
CS	d	1	2,24		2,67	0,25	1,22	2,03	2,07	2,95	
	l	0,19	2,58		3,04	1,66	1,07	1,22	3,16	0,89	
	v	0,16	1,97		1,54	0,19	1,21	2,69	3,74	2,01	
	m	0,45	1,32		1,63	1,11	1,5	2,35	4,24	3,43	0,34
EA	d	3,44	0,93	2,67		2,92	1,57	4,95*	4,85*	5,17**	
	l	2,42	1,03	3,04		1,87	1,89	4,06	5,61*	3,13	
	v	1,5	0,08	1,54		1,59	2,7	4,11	5,17*	3,28	
	m	1,92	0,74	1,63		2,76	2,94	3,73	5,29*	4,55*	1,65
NE	d	1,38	2,6	0,25	2,92		1,21	2,84	2,79	3,51	
	l	1,1	1,07	1,66	1,87		0,32	2,97	4,9*	2,05	
	v	0,34	2,23	0,19	1,59		1,62	3,33	4,63*	2,4	
	m	0,45	3,15	1,11	2,76		0,66	1,64	3,94	2,97	0,43
NO	d	2,14	0,9	1,22	1,57	1,21		3,5	0,14	1,49	
	l	0,72	1,17	1,07	1,89	0,32		2,18	3,92	1,64	
	v	0,89	3,39	1,21	2,7	1,62		1,48	2,5	0,97	
	m	0,9	3,14	1,5	2,94	0,66		0,71	2,83	2,12	0,83
OA	d	0,74	5,1*	2,03	4,95*	2,84	3,5		0,14	1,49	
	l	1,19	3,84	1,22	4,06	2,97	2,18		2	0,01	
	v	2,18	5,08*	2,69	4,11	3,33	1,48		0,95	1,12	
	m	1,59	4,47	2,35	3,73	1,64	0,71		2,41	1,66	1,4
OR	d	0,83	4,9*	2,07	4,85	2,79	3,45	0,14		1,34	
	l	2,84	5,66**	3,16	5,61**	4,9*	3,92	2		1,49	
	v	3,07	6,47**	3,74	5,17**	4,63*	2,5	0,95		1,12	
	m	3,41	6,29**	4,24	5,29**	3,94	2,83	2,41		0,46	3
SF	d	1,9	5,07*	2,95	5,17**	3,51	4,04	1,49	1,34		
	l	0,95	2,68	0,89	3,13	2,05	1,64	0,01	1,49		
	v	1,66	3,84	2,01	3,28	2,4	0,97	0,3	1,12		
	m	2,75	5,08*	3,43	4,55	2,97	2,12	1,66	0,46		2,47
SU	d	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	l	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	v	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
	m	0,05	1,34	0,33	1,65	0,43	0,83	1,4	3	2,47	

2.3.2.2.2. Forma

Las coordenadas de Procrustes mostraron diferencias significativas entre los grupos geográficos estudiados para todas las vistas (Test perMANOVA; dorsal: $F= 11$, $p < 0.0001$; lateral: $F= 5.8$, $p < 0.001$; ventral: $F= 4.8$, $p < 0.001$; hemimandíbula: $F= 4.1$, $p < 0.0001$).

2.3.2.2.3. Análisis de Variables Canónicas (AVC)

En vista dorsal, los primeros ejes (CV1 y CV2) describieron el 67.5% de la variación (41.5% y 26%, respectivamente) entre los grupos. Sobre el CV1, los grupos NO, CA y CP se posicionaron más hacia el extremo negativo del eje, con cráneos con nasales más cortos, expansión posterior de la caja craneana y las órbitas alargadas anteroposteriormente. Sobre este mismo eje, CB y NE tendieron a agruparse hacia la mitad positiva, con una forma de los cráneos opuesta a la descrita. En el CV2, los grupos geográficos OA, OR y EA tendieron a agruparse hacia la mitad negativa, con cambios en la configuración de la forma asociada principalmente a cráneos con una placa zigomática más corta y nasales ligeramente más largos. En el extremo opuesto se posicionaron el resto de los grupos (CB, CA, CP, CS, NE, NO, SF), mostrando una morfología opuesta (Figura 23.A)

En vista lateral, los dos primeros ejes describieron el 52.5% (27.6% y 24%, respectivamente). Sobre el eje CV1, OA y EA tendieron a agruparse hacia la mitad negativa, mientras que CS y SF lo hicieron sobre el eje positivo. En todos los casos, se detectó un amplio solapamiento entre los grupos. La forma de los cráneos en el extremo positivo se caracterizó por el borde dorsal de cráneo más cóncavo y placas zigomáticas más cortas, mientras que en el otro extremo adquirieron la configuración opuesta. Sobre el CV2, EA y OR y CS estuvieron ubicados hacia el extremo positivo, mostrando cráneos con placas zigomáticas y series molares algo más cortas (Figura 23.B).

En la vista ventral, los dos primeros ejes explicaron el 62.6% (45.3% y 17.3%, respectivamente) de la variación. Sobre el CV1, los grupos geográficos OA, OR, EA y NE se ubicaron hacia la mitad positiva del eje, los cuáles en relación a la forma consenso mostraron unos cráneos con el placa zigomática más corta, bulla timpánica más angosta, serie molar divergente posteriormente y forámenes incisivos alargados. Hacia el otro extremo se posicionaron, aunque ampliamente superpuestos, los grupos CS, CP, CA, SF y NO, con la forma del cráneo opuesta a la descrita para los grupos de extremo positivo. Sobre el eje CV2, OA y OR tendieron a separarse ligeramente hacia el

extremo negativo, con el cráneo más angosto, placa zigomática y serie molar más cortas (Figura 23.C).

En la hemimandíbula, los dos primeros ejes describieron el 51.2.6% (31.4% y 19.8%, respectivamente) de la variación. Sobre el CV1, los grupos geográficos CA, SF, NO, CP, CS se posicionaron en la mitad positiva del eje, mostrando hemimandíbulas con el proceso angular expandido posteriormente, escotaduras lunar y sigmoidea más excavadas, proceso coronoides más vertical y la porción anterior sinfisiaria más larga. En el otro extremo del eje se posicionaron SU, OA y OR, con una configuración de dentarios exactamente opuesta. Sobre el CV2, CB y NE se posicionaron en el extremo positivo, caracterizados por la expansión posterior de los procesos angulares y coronoides, acortamiento de diastema y sínfisis mandibular expandida. En la mitad negativa se posicionaron el resto de los grupos geográficos, ampliamente superpuestos (Figura 23.D).

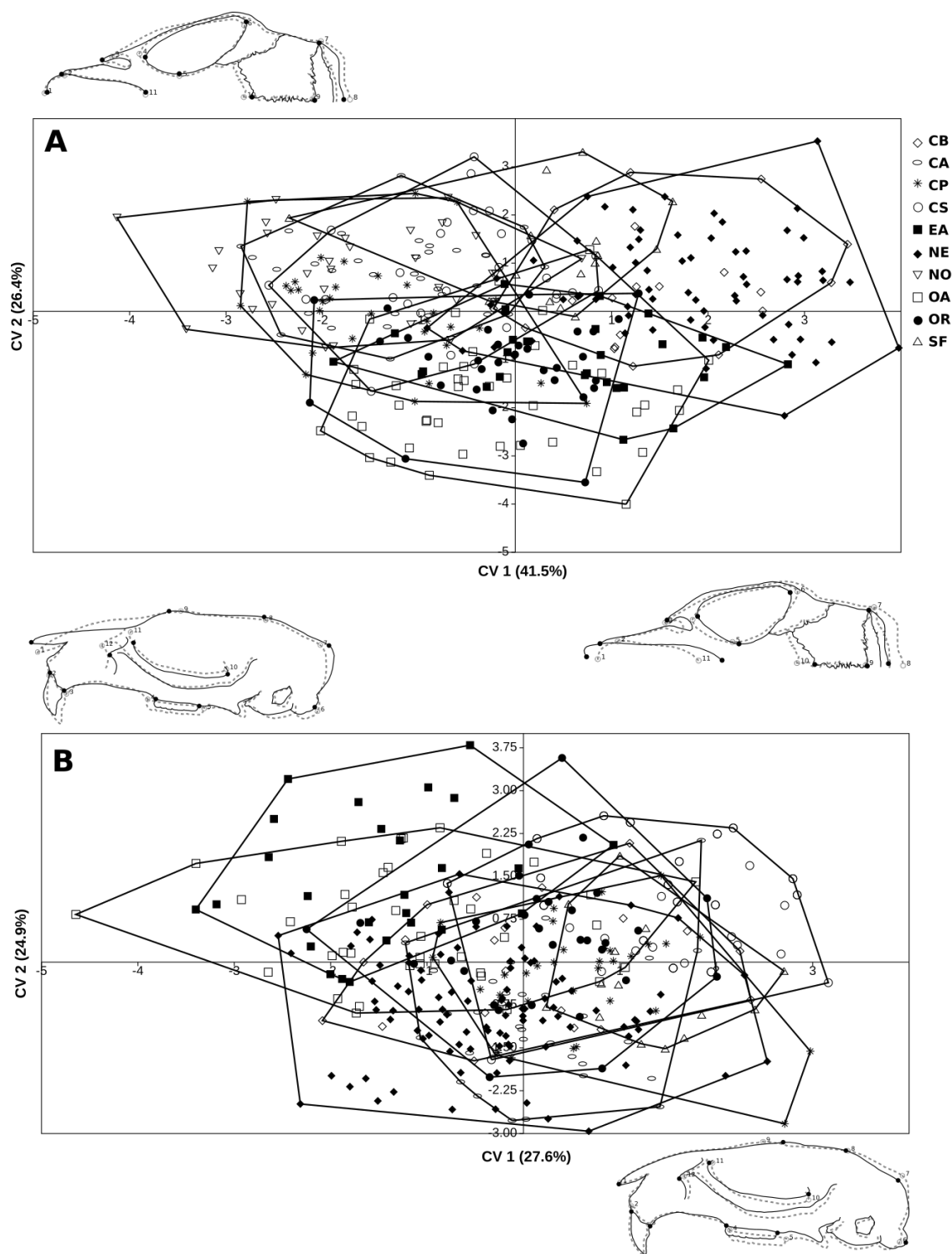


Figura 23. A,B. Análisis de Variables Canónicas (AVC) de agrupamientos geográficos dentro del grupo *sciureus*. A. Vista dorsal; B. Vista lateral.

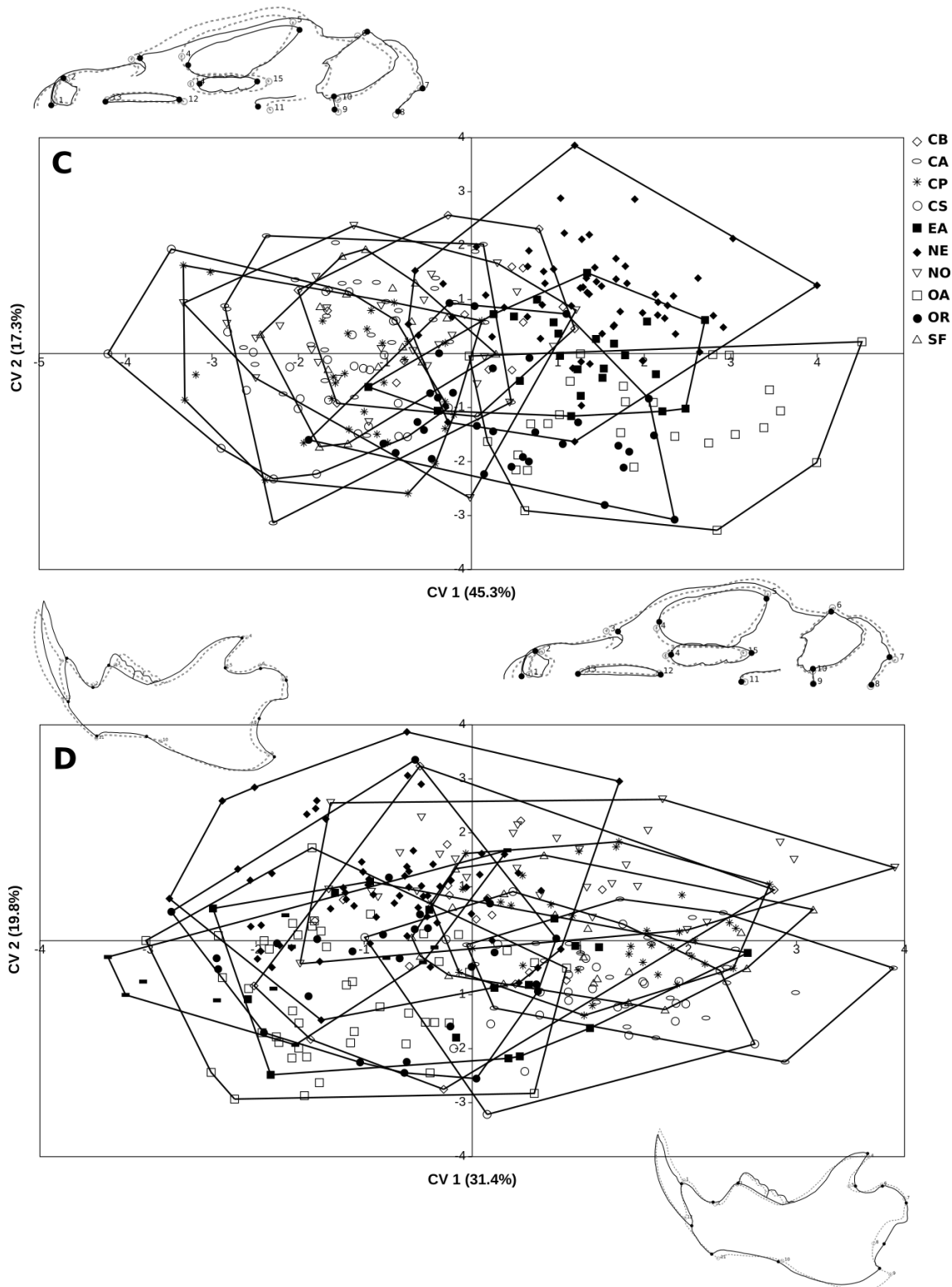


Figura 23. C-D. Análisis de Variables Canónicas (AVC) de los agrupamientos geográficos dentro del grupo *sciureus*. C. Vista ventral; D. Vista lateral de la mandíbula.

2.3.2.2.4. Análisis de agrupamientos del grupo *sciureus*

Los dendrogramas producidos por este análisis variaron ligeramente entre las distintas vistas, mostrando cierta congruencia geográfica. En la vista dorsal se obtuvieron tres agrupamientos principales: 1) uno compuesto por muestras de la cuenca del Amazonas (OA, EA) y del Orinoco (OR); 2) otro por agrupamientos provenientes de la región central (CB) y el nordeste de Brasil (NE), y 3) otro integrado por grupos geográficos del norte (CHA, NOA) y centro-sur de Argentina (SF) y Paraguay (CP, CS) (Figura 24.A). En la vista lateral se repitieron parcialmente estos tres grupos, aunque con una estructuración geográfica menos clara, con los grupos del Amazonas-Orinoco (EA, OA, OR) posicionados independientemente y el grupo Argentina-Paraguay, que en esta vista incluyó las localidades del nordeste brasileño (NE) (Figura 23.B). En vista ventral se generaron dos grandes agrupamientos. Por un lado, el grupo Amazonas-Orinoco (EA, OA, OR), que incluyó a las localidades del noreste brasileño (NE), y por el otro, las localidades de Argentina y Paraguay (CA, CP, CS, NO,SF) y las del centro de Brasil (CB) (Figura 24.C). En la hemimandíbula, se produjeron varios agrupamientos pequeños, con cierta estructuración geográfica: una agrupación integrada por localidades del oeste del Amazonas (OA) junto con las de Surinam (SU), otra agrupación entre la cuenca del Orinoco (OR) y el este del Amazonas (EA), y junto a estos una agrupación con las localidades de Argentina y Paraguay, aunque la muestra del NOA argentino se mostró alejada del resto (Figura 24.D).

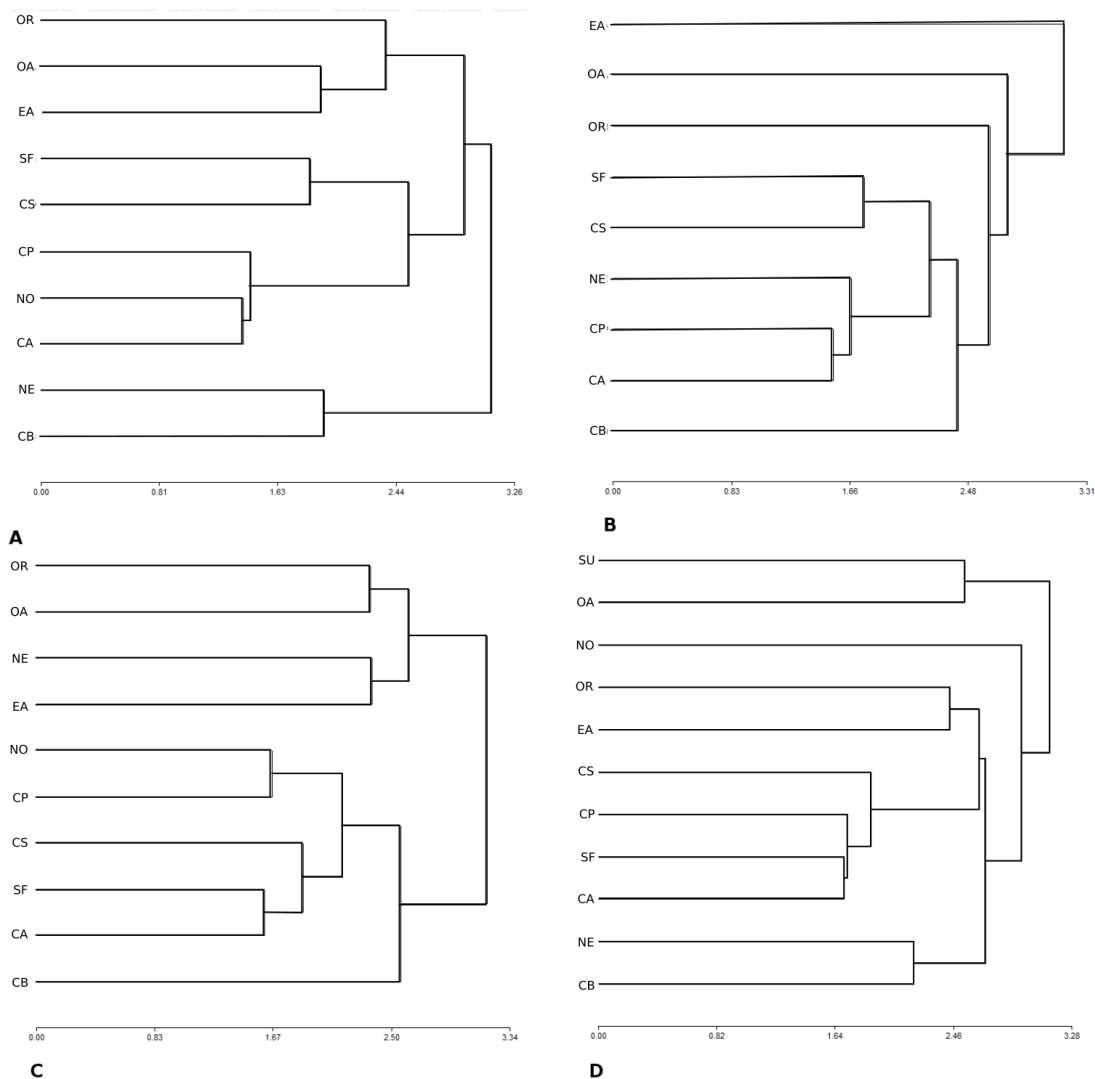


Figura 24. Dendrogramas de las distancias de Mahalanobis entre los agrupamientos geográficos dentro del grupo *sciureus*, basados en el método de encadenamiento promedio (UPGMA).

2.3.2.2.5. Evaluación de la alometría en el grupo *sciureus*

La regresión múltiple del tamaño sobre la forma demostró que el mismo explicó el 7.7%, 10.18%, 14.3% y 4.8% de la variación, en vista dorsal, lateral, ventral y labial de la hemimandíbula mandíbula, respectivamente. El test de permutación con 10.000 repeticiones fue significativo en todos los casos ($p < 0,0001$).

Debido a que el tamaño influyó significativamente en la forma, se volvió a realizar un análisis de variables canónicas (AVC) sobre los residuos de la regresión, con el objetivo de analizar las diferencias entre los grupos geográficos excluyendo la influencia del tamaño. Los porcentajes de la variación explicados por dos ejes canónicos fueron muy similares a los resultados previos. Los dos primeros ejes canónicos

combinados (CV1 y CV2) explicaron el 67.8%, 51.9%, 59.7%, 50.3% en vista dorsal, lateral, ventral y hemimandíbula, respectivamente.

En cuanto a las configuraciones, no ocurrieron grandes diferencias al eliminar el efecto del tamaño, excepto en la hemimandíbula, donde el proceso coronoides estuvo proyectado anteriormente, contrario a la configuración mostrada previa a la extracción del efecto del tamaño, en donde esta misma estructura mostró una tendencia a una proyección posterior.

2.3.2.2.6. Matriz combinada de las tres vistas del cráneo del grupo *sciureus*

Al someter la matriz de las tres vistas al análisis de variables canónicas (AVC), los dos primeros ejes (CV1 y CV2) explicaron el 62% (38,9% y 23%, respectivamente) de la variación, clasificándose correctamente el 58,61% de las muestras. El gráfico del CV1 y CV2 mostró tres agrupamientos. Los grupos geográficos de Argentina y Paraguay (CA, CP, CS, NO, SF) se posicionaron hacia la mitad positiva del eje, ampliamente solapados entre ellos y parcialmente separados del resto. Hacia la mitad negativa de este eje se posicionaron los grupos del centro y nordeste de Brasil (CB, NE), ampliamente solapados con los grupos del Amazonas y Orinoco (EA, OA, OR). Por otro lado, sobre el eje CV2, los grupos del Amazonas y Orinoco tendieron a agruparse hacia el extremo negativo, mientras que los otros grupos lo hicieron, ampliamente solapados, hacia la mitad positiva de este eje (Figura 25).

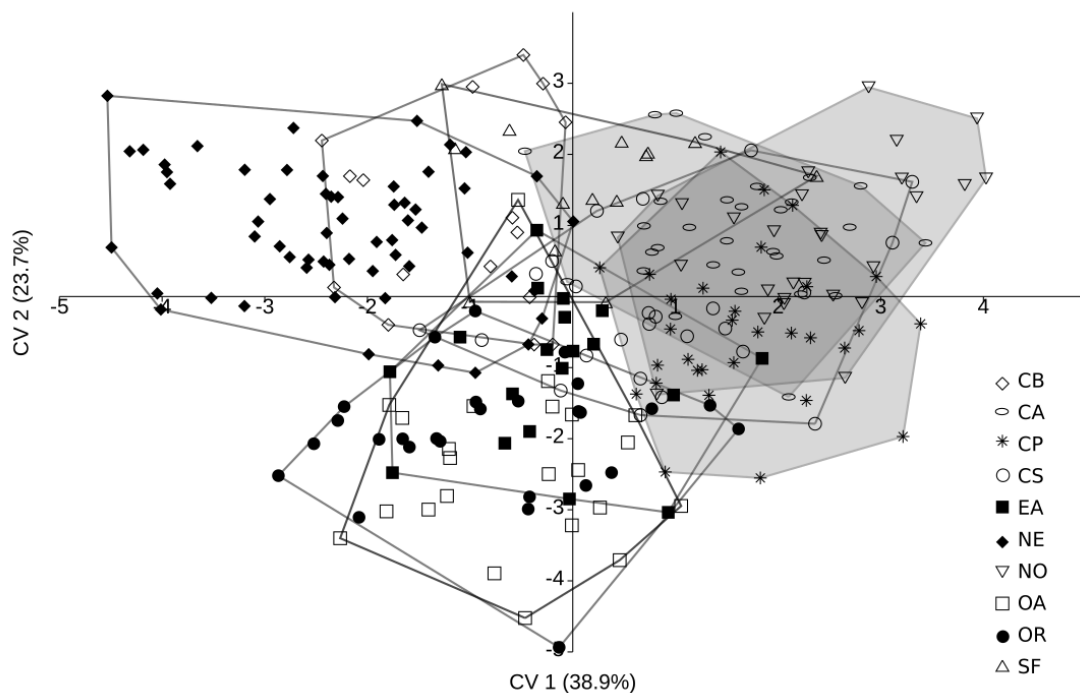


Figura 25. Análisis de Variables Canónicas (AVC) de los agrupamientos geográficos dentro del grupo *sciureus* con la matriz combinada de las tres vistas del cráneo (Dorsal, lateral y ventral).

2.3.2.2.7. Caracterización del pelaje del grupo *sciureus*

El patrón de coloración ventral de los grupos geográficos, aunque con cierta variación intramuestral, fue concordante con los grupos recuperados morfométricamente. Los individuos de Colombia y Venezuela (OR) exhibieron un pelaje caracterizado por pelos de cobertura cortos (8,5-9,4 mm, siempre medidos sobre la línea media dorsal), coloración ventral con la base de los pelos grisácea, parte media y punta blancas (excepto algunos individuos con las puntas ocráceas-anaranjadas, particularmente ejemplares de algunas localidades del Estado de Trujillo, Venezuela) (Figura 26.A). Los ejemplares de Paraibo, Surinam (SU) destacan por mostrar pelos de guarda oscuros formando una franja longitudinal bien definida. Sin embargo, ventralmente el patrón ocráceo-anaranjado de base gris, es el mismo del exhibido por las poblaciones amazónicas. Del mismo modo, el único individuo de Guyana mostró este mismo patrón ventral. Por otro lado, en el oeste de la cuenca del Amazonas, que también incluyó ejemplares del nordeste de Perú, los ejemplares tienen un pelaje corto, coloración ventral con base grisácea y el patrón de coloración ventral general ocráceo-anaranjado, dada la predominancia de pelos con puntas ocráceas (Figura 26.B). Las poblaciones del centro-este del Amazonas (Amapá, Pará; Brasil) exhibieron el mismo

patrón de las poblaciones en el oeste de esta cuenca (Figura 26.C). Algo más al sur, las poblaciones del nordeste de Brasil (Alagoas, Ceará, Paraíba, Pernambuco) mostraron un pelaje más largo (12-14 mm), coloración ventral con base gris y las puntas lavadas en ocre (Figura 26.E). Estas muestras se diferenciaron de las amazónicas, debido a que los pelos con punta ocre tendían a concentrarse en la línea media del vientre, formando una franja longitudinal irregular, sin que estuviera muy marcada. En el Estado de Bahía, que también forma parte del nordeste, se encontraron dos patrones de coloración ventral, uno similar al descrito para las poblaciones del nordeste (e.g., en Bom Jesús da Lapa) y otro con pelos aún más largos y en el vientre con pelos blancos desde la base y las puntas anaranjadas pálidas, concentradas en línea media (e.g., Itaparica, Juazeiro). Este segundo patrón de las poblaciones de Bahía, recuerda más a las poblaciones de Paraguay-Argentina y centro-oeste de Brasil, que a las poblaciones amazónicas o del nordeste de Brasil. En el centro de Brasil, las poblaciones de Goiás, exhibieron un patrón similar a las formas del nordeste, pero con el pelaje algo más largo, similar a los especímenes de Itaparica, Bahía. Sin embargo, las poblaciones de Minas Gerais mostraron una patrón muy similar a las del nordeste (Figura 26.D). Finalmente, los grupos geográficos de Argentina y Paraguay, dentro de los cuales también se incluyeron centro-oeste de Brasil (Mato Grosso y Mato Grosso do Sul) mostraron un pelaje largo y una coloración ventral completamente blanca, excepto algunos individuos provenientes del noroeste de Argentina (Jujuy, Tucumán, Salta) con un vientre de coloración ocrácea-anaranjada pálido (Figuras 26.F-G).



Figura 26. Vista ventral de pieles de ejemplares de algunas localidades del grupo *sciureus*. A. Guanarito, Portuguesa, Venezuela; B. Ipixuna, Amazonas, Brasil; C. Isla Marajo, Pará, Brasil; D. Pirapora, Minas Gerais, Brasil; E. Garanhuns, Pernambuco, Brasil; F. Taiamã, Mato Grosso, Brasil; G. P. N. Defensores del Chaco, Alto Paraguay, Paraguay.

2.3.2.2.8. Número de mamas en el grupo *sciureus*

Los ejemplares que pudieron ser estudiados correspondieron únicamente a grupos geográficos de Brasil, cubriendo el este del Amazonas (Amapá, Pará), nordeste (Alagoas y Ceará), centro (Goiás) y centro-oeste (Mato Grosso). En el material examinado, el número de mamas varió de 16 (8 pares) a 20 mamas (10 pares), en este último caso con presencia de un par torácico, adicional al pectoral, postaxial, abdominal e inguinal de los individuos con 8 pares. Las poblaciones del este del Amazonas y nordeste de Brasil exhibieron los 8 pares, mientras que los individuos de Bahía, Matto Grosso y Minas Gerais, 10 pares (Tabla 4).

2.3.3. Situación taxonómica de las poblaciones de *Holochilus* del grupo *sciureus* en Bolivia

Las poblaciones de *Holochilus* de Bolivia no fueron incluidas en la evaluación de la variación geográfica del grupo *sciureus* porque fenotípicamente, basados en la coloración ventral, no se pudo determinar si estos ejemplares correspondían a *H. chacarius* o a *H. sciureus*. Además, un análisis de agrupamientos exploratorio preliminar, basado en las distancias de Mahalanobis con los grupos geográficos más pequeños, mostraron a estas poblaciones más próximas a las del Chaco argentino y paraguay (actualmente *H. chacarius*).

En vista de estos resultados, para evaluar la variación geográfica de estas poblaciones se recurrió a una aproximación desde la morfometría geométrica. Desde este enfoque se clasificaron a los individuos del área de simpatria con el análisis lineal discriminante (ALD). Para esto se generó una función discriminante a partir de los residuos del ACP de la vista ventral del cráneo entre poblaciones de *H. chacarius* del chaco argentino y paraguay y *H. sciureus* de la región amazónica. En ambos casos, sólo fueron incluidos individuos en los que se pudo corroborar la especie en base al examen de la piel. Posteriormente, con la función discriminante generada se clasificó a los individuos procedentes de Bolivia (Cordeiro-Estrela et al., 2006). Todos los cálculos fueron realizados con rutinas programadas en el lenguaje 'R' para Linux (R Development Core Team, 2016) utilizando el paquete "MASS" (Venables y Ripley, 2002).

Al generar la función discriminante con las muestras de *H. sciureus* y *H. chacarius*, fueron clasificados correctamente el 93% de los ejemplares. Luego, al incorporar al análisis a los 57 ejemplares de Bolivia, de estos 39 fueron clasificados como *H. chacarius* y 18 como *H. sciureus*. No se observó ningún patrón en la

distribución de ambos taxones, aunque se resalta la ocurrencia de *H. chacarius* en casi todas las localidades incluídas en el análisis. En cuanto a las provincias biogeográficas *sensu* Morrone (2004a, 2006), ambos taxones ocurren tanto en el Chaco, como en el Pantanal y en el límite de las Yungas (Figura 27).

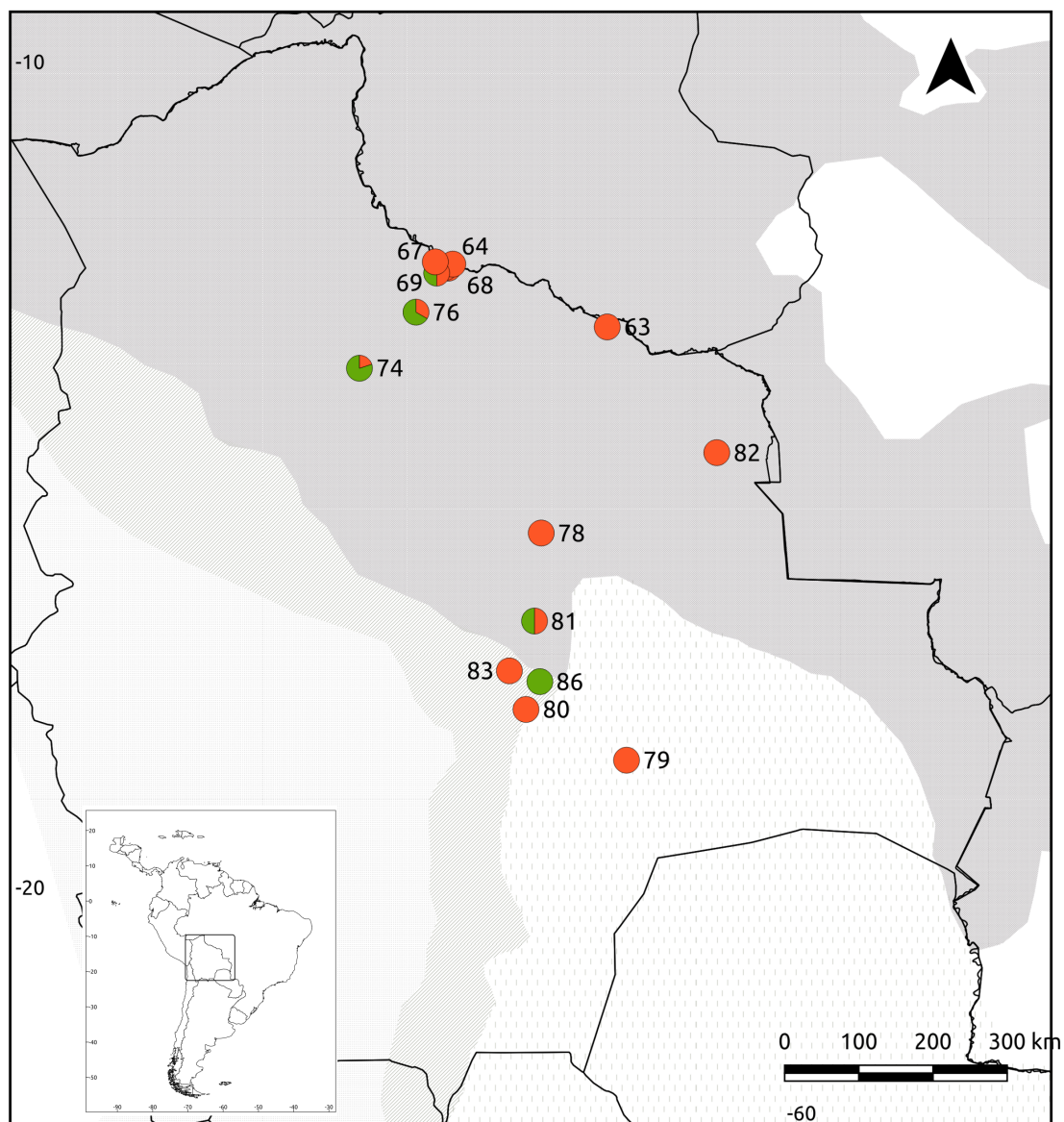


Figura 27. Mapa de Bolivia con localidades. Verde= *H. sciureus* ; naranja= *H. chacarius*.

2.3.4. Situación taxonómica de *H. lagigliai*

La evaluación morfológica de los restos provenientes de los sitios Gruta del Indio, Memorial de la Bandera y PA14.7, coinciden en una serie de caracteres con *H. lagigliai*, por lo que previamente habían sido referidos a esta especie por Fernández et al. (2017). Sin embargo, el cráneo adicional proveniente de Gruta del Indio (que constituye el segundo cráneo conocido para la especie) exhibe algunos rasgos distintos a los diagnósticos de la especie. Este ejemplar muestra una placa zigomática provista de una pequeña “espina” (o proceso espinoso) en el borde anterodorsal, mientras que en el holotipo de *H. lagigliai* el borde anterior es redondeado (Figura 28). Además, el tamaño del M3 es mayor al del M2, mientras que en el holotipo la relación es inversa. Finalmente, se destaca la presencia de hiploflexo en el M3, mientras que en el holotipo esta estructura está ausente (Figura 29). Por lo tanto, se hace necesario enmendar la diagnosis de *H. lagigliai*.

Al comparar estos dos cráneos de *H. lagigliai* con ejemplares de *H. chacarius* y *H. vulpinus*, se sumaron algunos rasgos diferenciales para *H. lagigliai*, entre otros: la placa zigomática más abierta lateralmente, produciendo una escotadura zigomática más excavada en *H. lagigliai*, mientras que en *H. chacarius* y *H. vulpinus* la placa está orientada algo medialmente, en algunos individuos casi contactando la cápsula nasolacrimal; el borde posterior de la placa zigomática se encuentra al nivel del M1, mientras que en *H. chacarius* y *H. vulpinus* el borde posterior se encuentra anterior al borde anterior del M1. Finalmente, en *H. lagigliai* el proceso palatal del premaxilar se extiende posteriormente a la sutura del premaxilar, mientras que en *H. chacarius* y *H. vulpinus* esta estructura se comprime justo en la sutura, aproximadamente a 75% de la longitud de los forámenes incisivos (Figura 28).

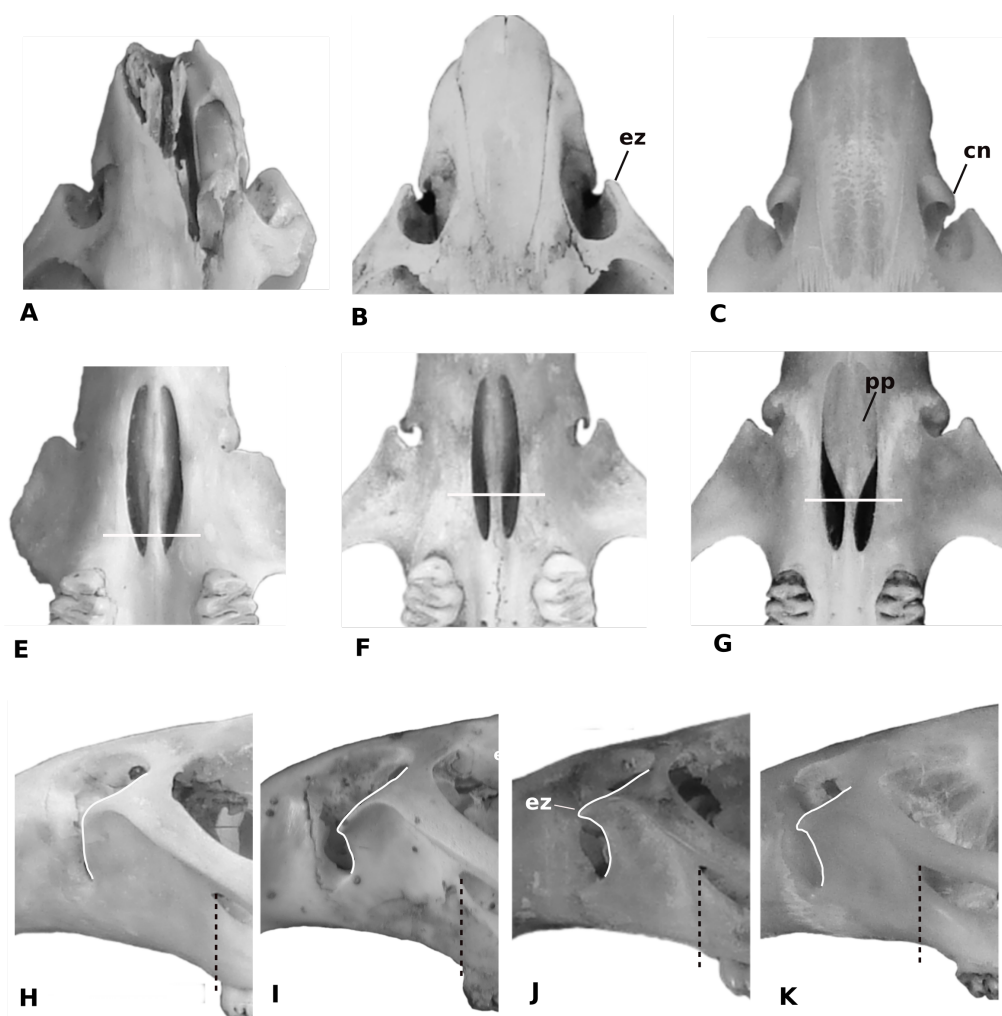


Figura 28. Detalles en vista dorsal (A-C), ventral (E-G) y lateral (H-K) de la sección rostral de *H. lagigliai* (A,E,H,I), *H. chacarius* (C,G,K) y *H. vulpinus* (B,F,J). **cn**, cápsula nasolacrimal; **ez**, espina de la placa zigomática; **pp**, proceso del paladar.

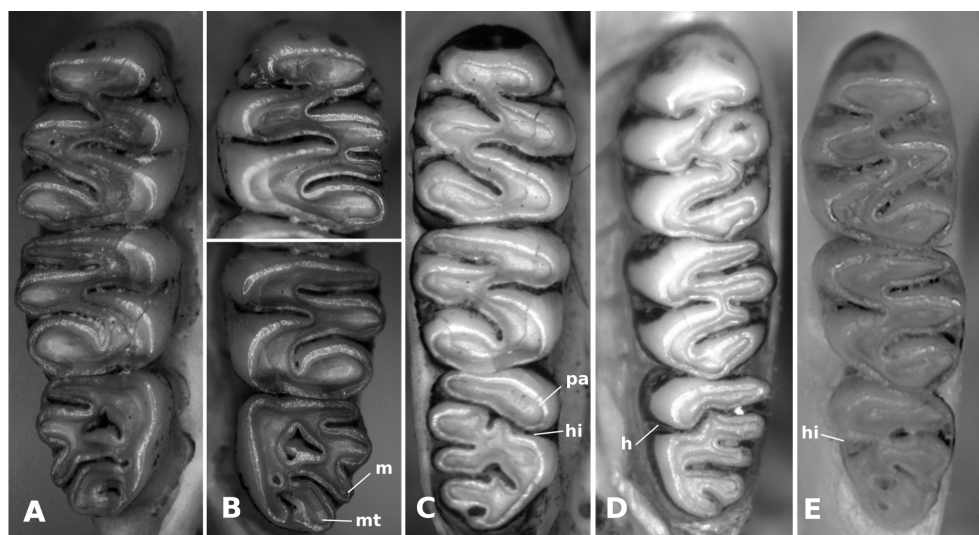


Figura 29. Detalles con las diferencias entre *H. lagigliai* (A,E,H,I), *H. chacarius* (C,G,K) y *H. vulpinus*. **h**, hipocono; **hi**, hipoflexo; **m**, mesolof; **mt**, metacono; **pa**, paracono.

En el ACP a partir de la configuración de landmarks de la vista ventral del cráneo, el holotipo de *H. lagigliai* se ubicó en el extremo positivo del CP2, separado de *H. chacarius* y *H. vulpinus*. Luego de remover el efecto del tamaño a través de la regresión múltiple, se volvió a realizar un ACP, resultando en una mejor separación entre *H. chacarius* y *H. vulpinus*, así como también de *H. lagigliai*. La configuración de la forma de *H. lagigliai* se separa del resto de las especies analizadas principalmente por una mayor divergencia del arco zigomático, además de mostrar un desplazamiento posterior de la placa zigomática, series molares y forámenes incisivos más cortos respecto a la forma consenso (Figura 30).

Adicionalmente, al repetir el análisis incorporando el cráneo de Gruta del Indio, previa eliminación de los landmarks faltantes (i.e., L6,L7, L8,L9,L10) el mismo se ubicó en el extremo positivo del CP1, próximo al holotipo de *H. lagigliai*, confirmando morfogeométricamente su asignación específica basada en rasgos cualitativos. El ALD discriminó en un 99% a *H. chacarius* y *H. vulpinus*, y posteriormente, al ingresar el holotipo de *H. lagigliai* y el cráneo adicional de Gruta del Indio al análisis, ambos fueron clasificados como *H. vulpinus*.

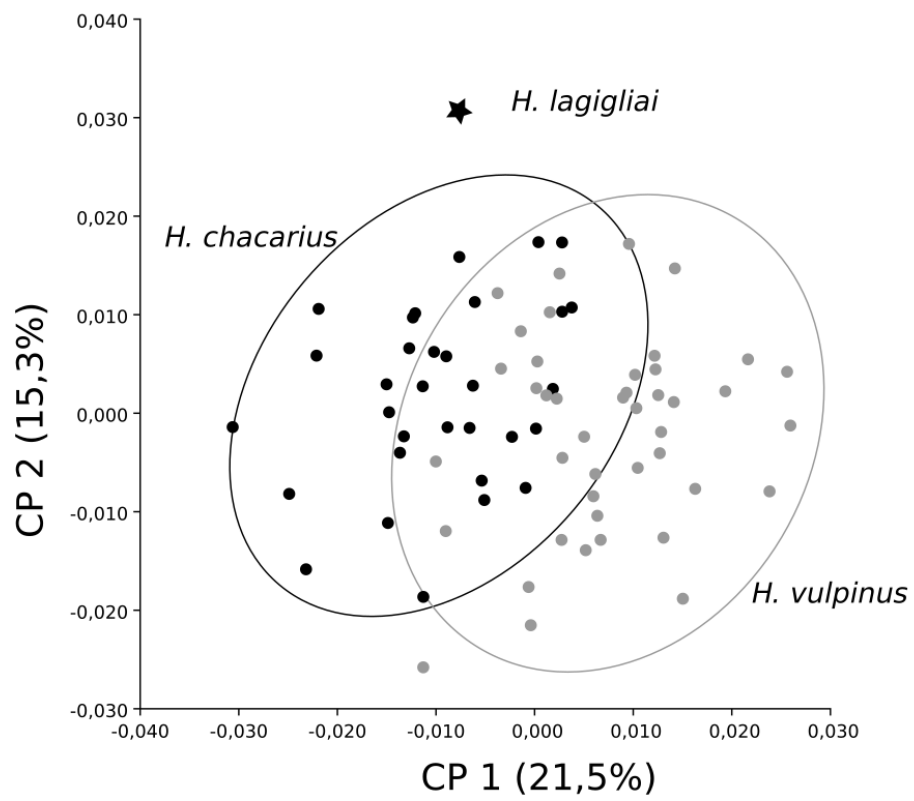


Figura 30. Componentes Principales 1 y 2 de la vista ventral de *H. chacarius*, *H. lagidaii* y *H. vulpinus*.

2.3.5. Análisis filogenéticos

La matriz combinada estuvo integrada por setenta individuos de *Holochilus* integran, con un total de 2406 pares de bases por terminal. El valor de divergencia promedio para el género es de 29.2%. Los niveles de variación observados al interior de *Holochilus* se resumen en la Tabla 6.

Las reconstrucciones filogenéticas de cada locus de forma independiente y combinados concuerdan mayormente con las relaciones recobradas por D'Elia et al. (2015). La monofilia del género no es recuperada con el marcador mitocondrial cytb; pues *Holochilus* es parafilético con respecto a *Pseudoryzomys simplex* (Figura 31). La topología del marcador nuclear IRBP recupera la monofilia del género; sin embargo, las relaciones entre las especies no están del todo resueltas (Figura 32).

El análisis combinado de ambos marcadores recupera la monofilia del género y los grupos *brasiliensis* (*H. brasiliensis*, *H. vulpinus*) y *sciureus* ((*H. chacarius* (*H. nanus*, *H. venezuelae*) *H. sciureus*) (Figura 33). En general, la divergencia genética al interior de cada grupo fue baja, fluctuando entre 1 y 2,4%.

El clado que agrupa a los individuos de *H. chacarius* (n=35) distribuidos en el centro, norte y noroeste de Argentina, centro-oeste de Brasil y Paraguay (Figura 34.A), contiene una divergencia promedio cercana al 1%. En tanto, al interior de *H. nanus* (n=13), especie representada por al menos 4 clados aparentemente alopátricos, muestran una divergencia intragrupo de 1,8%; esta diferencia aumenta al 7% con *H. venezuelae* (n=1), proveniente de tierras bajas de Colombia, recobrada como la especie hermana en el análisis combinado. Los grupos recobrados al interior de *nanus* se distribuyen en el 1) norte de Surinam; 2) sur de Surinam; 3) Perú y 4) estado de Amazonas en Brasil y Bolivia, siendo el clado del sur de Surinam genéticamente más cercano a los de Perú, Brasil y Bolivia, pero no al geográficamente más cercano (i.e. norte de Surinam). En este agrupamiento se destaca la posición filogenética de un ejemplar coleccionado en Entre Ríos, Argentina (UMMZ166480), estrechamente relacionado con especímenes del clado amazónico de Brasil y Bolivia. Luego de examinar el cráneo de este ejemplar, se comprobó que la numeración corresponde a un espécimen de *H. vulpinus*, asignación más congruente con la procedencia geográfica y que permite suponer algún tipo de artefacto a nivel curatorial y/o en la etapa de adquisición de la secuencia nucleotídica. Los especímenes de *H. sciureus* (n=3) de Tocantins, Brasil poseen el mismo haplotipo, por lo que su divergencia genética es nula (para más detalle ver Tabla 6). La posición taxonómica de estos dos últimos linajes se trata en la discusión.

H. brasiliensis (n=1) representado por un solo haplotipo de Minas Gerais, Brasil, diverge casi en un 9% de *H. vulpinus* (n=18). Este último exhibe la mayor variabilidad genética (2,4%) intraclado de las especies de *Holochilus*. Al interior de *vulpinus* es posible identificar dos clados principales, el primero agrupando especímenes del nordeste de Argentina y este de Paraguay y el segundo conformado por individuos provenientes del sur de Brasil, Uruguay y Buenos Aires, Argentina.

Los resultados anteriores permiten visualizar cierta estructuración geográfica para *H. nanus* y *H. vulpinus*. Este patrón es menos claro en *H. chacarius*. Análisis futuros que evalúen explícitamente la existencia de estructuración genética y la demografía histórica de cada especie, podrían contribuir a una mayor comprensión del género y su biogeografía.

Tabla 6. Valores de divergencia genética (distancia p) intra e intergrupo. n/c= no calculado.

	Grupo	Intra grupo	Entre grupos				
			1	2	3	4	5
1	<i>H. chacarius</i>	0,010					
2	<i>H. sciureus</i> * (= <i>H. nanus</i>)	0,018	0,068				
3	<i>H. vulpinus</i>	0,024	0,137	0,148			
4	<i>H. brasiliensis</i>	n/c	0,132	0,134	0,089		
5	<i>H. sp2*</i> (= <i>H. venezuelae</i>)	n/c	0,067	0,068	0,132	0,131	
6	<i>H. sp1*</i> (= <i>H. sciureus</i>)	0,000	0,078	0,082	0,137	0,132	0,079

*nomenclatura de D'Elía et al. (2015)

2.3.6. Estimación de tiempos de divergencia

De acuerdo a nuestras estimaciones de los tiempos de divergencia, la edad promedio de diversificación del género *Holochilus* (stem group) ocurrió hacia los 1.65 Ma. [95% HPD 1.08-2.45], an torno al límite Plioceno-Pleistoceno. La edad del grupo *sciureus*, clado que reúne a *H. chacarius*, *H. nanus*, *H. sciureus* y *H. venezuelae* es de 1.19 Ma. [95% HPD 0.73-1.83], mientras que para el grupo *brasiliensis* conformado por *H. brasiliensis* y *H. vulpinus* diverge hace 1.07 Ma [0.55-1.94]. Para más detalle ver Figura 34.B del árbol colapsado con edades.

La topología recobrada a partir del análisis de estimación de tiempos de divergencia difiere ligeramente del resultado del árbol combinado. En el primero, *H. venezuelae* se ubica en la base del clado del grupo *sciureus*, hermano a ((*H. chacarius*,

H. nanus) *H. sciureus*) mientras que la filogenia combinada recupera las siguientes relaciones ((*H. chacarius* (*H. nanus*, *H. venezuelae*)) *H. sciureus*). Estas diferencias pueden estar dadas por las asunciones/restricciones de cada análisis, así como por el número de generaciones en las que se realiza la búsqueda de los árboles.

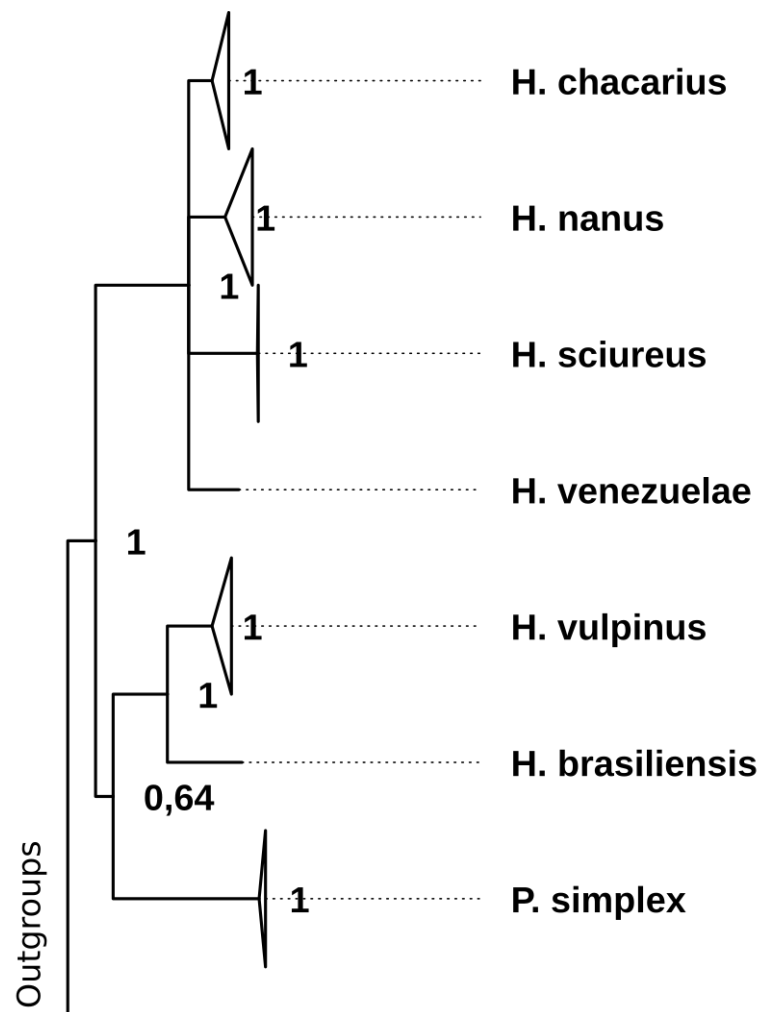


Figura 31. Árbol filogenético colapsado a partir de secuencias de citocromo b. Ver el árbol completo en el Apéndice 3-A.

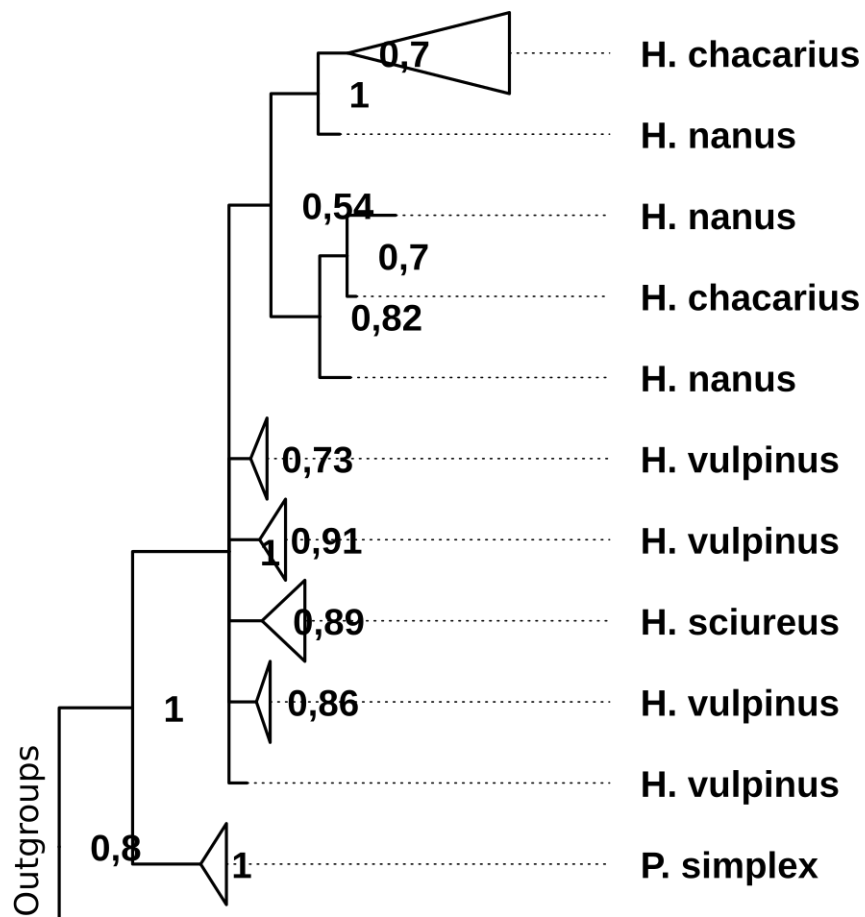


Figura 32. Árbol filogenético colapsado a partir de secuencias de IRBP. Ver árbol completo en el Apéndice 3-B.

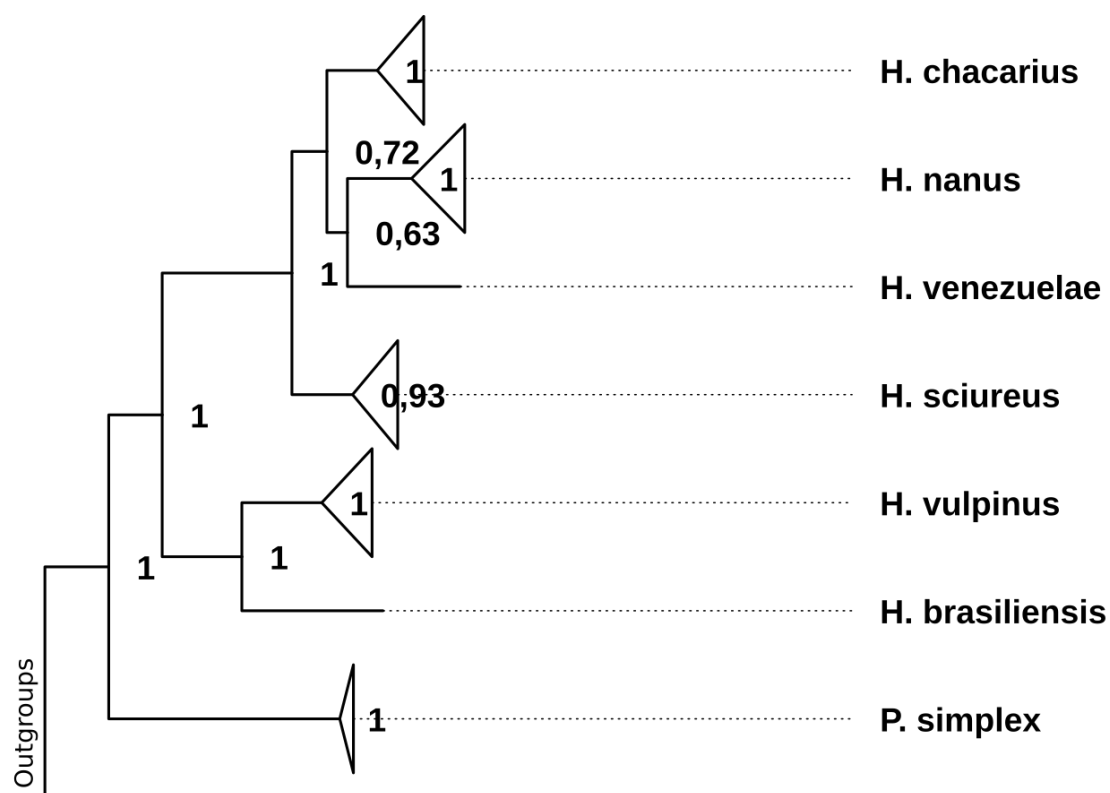


Figura 33. Árbol filogenético colapsado del análisis combinado (citocromo b e IRBP). Ver árbol completo en el Apéndice 3-C.

2.4. Discusión

2.4.1. Evaluación de los grupos *brasiliensis* y *sciureus*

Desde un enfoque morfogeométrico, se logró discriminar y caracterizar a los grupos *brasiliensis* y *sciureus*, *sensu* Massoia (1981). Este resultado, si bien novedoso por tratarse del primer análisis en donde se aplica dicha metodología, no es inesperado. Diversos autores, *a posteriori* de Massoia (1976, 1981) habían convalidado que en *Holochilus* se verificaban dos morfotipos generalizados, en particular a nivel craneano y dentario, concordantes con dichos grupos (Voss y Carleton, 1993; Carleton y Olson, 1999). Los integrantes del grupo *brasiliensis*, de acuerdo al análisis morfogeométrico aquí aplicado, se caracterizan por tener cráneos proporcionalmente más largos y anchos, con la caja craneada más plana, placa zigomática con el proceso espinoso anterodorsal prominente, nasales algo más corto y bulla timpánica lateralmente comprimida. Los integrantes del grupo *sciureus* se caracterizan por tener cráneos proporcionalmente más cortos y angostos, caja craneana más redondeada, el proceso espinoso anterodorsal de la placa zigomática menos prominente, nasales algo más largos y bulla timpánica ensanchada lateralmente. En cuanto a las mandíbulas, el grupo *brasiliensis* se caracterizó por sus dentarios más altos y compactos, con una proyección algo más vertical del proceso coronoides, mientras que los del grupo *sciureus* exhibieron mandíbulas bajas y una proyección posterior del proceso coronoides.

Estos análisis apoyan el esquema propuesto por Massoia (1981), quién dentro de *Holochilus* reconoció dos grupos morfológicamente diferenciados. El grupo *brasiliensis*, dentro del cual incluyó a las formas de mayor tamaño, molares con cúspides principales opuestas, redondeadas y con un mesolofo vestigial en los M1 y M2. Por otro lado, en el grupo *sciureus* incluyó formas de tamaño corporal mediano, cúspides principales prismáticas y en posición relativamente alternada y ausencia de mesolofo en los M1 y M2. Posteriormente, Voss y Carleton (1993) agregaron otras diferencias morfológicas: en el grupo *brasiliensis* la fenestra subescamosa es siempre evidente, mientras que en el grupo *sciureus* está total o parcialmente obstruida por proceso hamular del escamoso; del mismo modo, en el grupo *brasiliensis* las ramas superior e inferior de la cresta masetérica se unen al nivel del extremo posterior del m1, continuando como una única cresta, mientras que en el grupo *sciureus* ambas crestas convergen en sus extremos al nivel del borde anterior del m1 (véase Voglino et al., 2004). Externamente, las formas del grupo *brasiliensis* se caracterizan por su pelaje más

largo, suave y lustroso, mientras que los del grupo *sciureus* por pelos más cortos (excepto en *H. chacarius* y formas del centro y nordeste de Brasil [ver diagnóstico enmendada de *H. sciureus*]). Por otro lado, mientras que en el grupo *brasiliensis* la almohadilla hipotenar suele estar ausente (un rasgo no infrecuente en cricétidos de hábitos anfibios), en las especies del grupo *sciureus* está ocasionalmente presente. Además, en el grupo *brasiliensis* se verifican 8 pares de mamas, mientras que en el grupo *sciureus* se detecta una variación de 8 a 10 pares (Voss y Carleton, 1993).

Las evidencias moleculares también apoya la distinción de ambos grupos, representados como dos clados distintos fuertemente sustentados (Hanson, 2008; D'Elia et al., 2015).

En cuanto a los cariotipos, ambos grupos también se diferencian, con los representantes del grupo *brasiliensis* exhibiendo números cromosómicos bajos y pocos variables ($2n=35-40$) (Riva et al., 1977; Freitas et al., 1983; Nachman, 1992a), mientras que los integrantes del grupo *sciureus* muestran mayor cantidad de cromosomas y variabilidad ($2n=44-56$) (Vidal et al., 1976; Vida y Riva, 1978; Nachman, 1992a). Estos últimos, incluso muestran una amplia variabilidad intra poblacional (Nachman y Myers 1989; Nachman 1992a, 1992b).

2.4.2. Grupo *brasiliensis*

Morfogeométricamente se recuperaron dos agrupamientos mayores. Por un lado, las poblaciones de los estados brasileños de Bahía, Minas Gerais, Río de Janeiro y San Pablo, caracterizados por su tamaño más pequeño, nasales alargados, placa zigomática corta, bóveda craneana más redondeada, la bulla timpánica más infladas lateralmente y mandíbula algo más baja (dado el proceso coronoide más corto) y compacta. Por otro lado, las poblaciones al este de Paraguay, nordeste de Argentina hasta la provincia de Buenos Aires, sur de Brasil y Uruguay, caracterizados por el tamaño algo mayor, nasales más cortos, placa zigomática expandida anteriormente, caja craneana algo más plana y bulla timpánica comprimida lateralmente, mandíbula más alta y escotadura sigmoidea bien excavada.

En cuanto a la coloración ventral, fueron encontrados tres patrones: uno característico de las poblaciones del sur de Buenos Aires, que Massoia (1971b) había atribuido como distintivo de la subespecie *H. b. darwini*, que consiste en la coloración ventral ocráceo-anaranjado dominante, con manchas blancas en la región inguinal y el cuello. Otro patrón característico de las poblaciones de norte de Buenos Aires, nordeste

de Argentina, este de Paraguay y sur de Brasil, incluyendo la piel del holotipo de *H. vulpinus*, en los que el vientre es predominantemente blanco. Finalmente, un tercer patrón que caracterizó a las poblaciones del sureste de Brasil (Minas Gerais, Rio de Janeiro y Sao Paulo), en los que la coloración consistió en una variante más oscura del patrón descrito para las poblaciones del sur de Buenos Aires.

Según la evidencia molecular, el grupo *brasiliensis* contiene dos clados con fuerte apoyo: uno correspondiente a un sólo haplotipo de un ejemplar de Viçosa, ~180 km de Lagoa Santa, localidad típica de *H. brasiliensis* (ver Hershkovitz 1955) y otro que incluye haplotipos de los individuos provenientes de las localidades de Argentina, este de Paraguay, Uruguay y sur de Brasil (D'Elía et al., 2015). En cuanto a los cariotipos de *H. vulpinus*, esta especie ha sido caracterizada por tener complementos diploides que varían de $2n=35$ a 39, en poblaciones de Santa Fé y Delta del Paraná, Argentina (Riva et al., 1977; Nachman, 1992a), mientras que a *H. brasiliensis*, Gonçalves et al., (2015) han atribuido el cariotipo $2n=40$ del sur y sudeste de Brasil (Freitas et al., 1983; Gonçalves et al., 2015).

En suma, todas las líneas de evidencias disponibles corroboran el esquema taxonómico vigente para este grupo, en el que se reconocen dos entidades válidas a nivel de especie: *H. brasiliensis* y *H. vulpinus* (Gonçalves et al., 2015). En este sentido, en el presente trabajo se mantiene esta clasificación y se propone la diagnosis enmendada de ambas especies, con el fin de incorporar diversos rasgos morfológicos.

En este estudio no fueron incluidas muestras del sureste de Brasil (estados de Paraná y Rio Grande do Sul), dónde ambas especies probablemente sean parapátricas o, incluso, simpátricas. Por este motivo, se hace necesario la evaluación morfológica de ejemplares provenientes de dicha región, así como la incorporación de datos moleculares para establecer los límites de distribución de *H. brasiliensis* y *H. vulpinus*.

En el esquema taxonómico actual, *H. vulpinus* es considerado monotípico (Gonçalves et al., 2015). Sin embargo, basado en datos morfométricos y en el patrón del pelaje ventral, Massoia (1976) reconoció a *darwini* como subespecie válida. La estructuración geográfica con dos clados alopátricos, uno al norte (nordeste de Argentina y este de Paraguay) y otro al sur (Rio Grande do Sul, Uruguay y la provincia de Buenos Aires), apoyan la hipótesis de división subespecífica de *H. vulpinus* (D'Elía et al., 2015). A su vez, este último clado, aunque sin mucho soporte, se dividió en las poblaciones de Uruguay y sur de Brasil y otro conformado por poblaciones de Buenos Aires. Este último, con un buen soporte, se subdivide en un clado centro-norte de

Buenos Aires y un clado sur, que incluye un haplotipo de Monte Hermoso, ~100 km de Bahía Blanca, localidad típica putativa de *H. darwini* (Waterhouse, 1839).

Los datos morfogeométricos, al menos en la vista dorsal del cráneo (que describió el mayor porcentaje de la variación) reproducen el patrón de estructuración geográfica de los clados norte y sur de *H. vulpinus*, obtenida por las moléculas, mostrando cierta distinción entre los grupos geográficos del noreste de Argentina y este de Paraguay (CP y ES) y las poblaciones de Buenos Aires y Uruguay (clado sur). Sin embargo, la subdivisión de las poblaciones de Buenos Aires, dentro de las cuales se encuentra la localidad típica de *darwini* no se pudo poner a prueba morfogeométricamente debido a la limitada cantidad de ejemplares provenientes de esta región, sobre todo del sur de la provincia. Por lo tanto, provisoriamente se mantiene el estatus de especie monotípica a *H. vulpinus*, aunque en la diagnosis enmendada de esta especie se agrega información sobre la variación geográfica.

2.4.3. Grupo *sciureus*

Al comparar los centroides, en las tres vistas del cráneo y la mandíbula se reprodujo parcialmente el mismo patrón, con los grupos geográficos del oeste del Amazonas (Estados de Amazonas, Brasil y Perú), cuenca del Orinoco (Colombia y Venezuela) y del límite sur de la distribución (provincias de Santa Fe y Entre Ríos, Argentina) exhibiendo un tamaño mayor. Por otro lado, las muestras con individuos más pequeños correspondieron a los grupos geográficos del este del Amazonas y Chaco de Argentina y Paraguay. Por lo tanto, al menos dentro del grupo *sciureus*, el tamaño es una variable compleja, seguramente influida por el ambiente y que no es consistente con el arreglo taxonómico actual (e.g., *H. sciureus* como la especie más pequeña y *H. venezuelae* como la más grande del grupo *sciureus* [Gonçalves et al., 2015])

En cuanto a la forma, los análisis morfogeométricos recuperaron tres grandes agrupaciones: i.) una compuesta principalmente por los grupos geográficos de las ecorregiones del Chaco Seco y Húmedo de Argentina y Paraguay, incluyendo también ejemplares provenientes de Corrientes, Entre Ríos y Santa Fe, Argentina, caracterizados por unos cráneos más anchos, nasales algo más cortos, placas zigomáticas algo más alargadas, bullas timpánicas lateralmente expandidas y series molares más cortas; ii.) un segundo grupo incluyendo ejemplares de las localidades del centro y noreste de Brasil, caracterizados por unos cráneos también anchos, nasales algo más largos, placas zigomáticas más cortas, bullas timpánicas comprimidas y series molares alargadas; iii)

un tercer grupo ampliamente distribuido en las cuencas del Amazonas y Orinoco, caracterizados por unos cráneos lateralmente más angostos, placas zigomáticas cortas, bullas timpánicas expandidas posteriormente y series molares más cortas.

Los cariotipos exhiben cierta concordancia con los grupos recuperados en los análisis morfogeométricos, con $2n=56-58$ de amplia distribución a lo largo de la cuenca del Amazonas, desde la desembocadura al este en el estado de Maranhao (Yosenada-Yasuda et al., 1987), hasta el oeste en Amazonas (Patton, 2000), las regiones bajas de Perú (Patton y Gardner, 1976), Surinam (Baker et al., 1983) y el centro-oeste de Brasil, en el estado de Mato Grosso. Otro grupo con una amplia variación cromosómica ($2n=48-56$), incluso dentro de las mismas poblaciones, corresponde a la entidad actualmente reconocida como *H. chacarius*. Por otro lado, en la cuenca del Orinoco, se encuentra *H. venezuelae* con un juego cromosómico de $2n=42-46$ (Aguilera y Pérez-Zapata 1989). Dentro del área de influencia de esta misma cuenca se ha reportado un cariotipo único ($2n=50$) para la localidad de Villavicencio, Colombia (Patton y Gardner, 1976), que estaría dentro del rango de variación de *H. venezuelae*. Finalmente, para las regiones del centro y noreste de Brasil no se conoce el cariotipo de estas poblaciones.

A esto se suman los patrones de coloración ventral, que concuerdan parcialmente con los grupos recuperados con la morfometría geométrica: i) las poblaciones del bioma chaqueño de Argentina y Paraguay, incluyendo poblaciones centro-este de Argentina (Corrientes, Entre Ríos, Santa Fe) y centro-oeste de Brasil (Mato Grosso) se caracterizan por el vientre completamente blanco; ii.) las poblaciones de Colombia y Venezuela se caracterizan por un vientre con la base de los pelos grises y el resto blanco, con la excepción de la muestra de Trujillo (con vientre ocráceo); iii.) las poblaciones distribuidas a lo largo de toda la cuenca del Amazonas, de este a oeste exhiben un patrón de coloración con pelos de base gris y las puntas predominantemente ocre, en un rango de muy claros a muy oscuros; iv.) las poblaciones del centro y noreste de Brasil, se diferencian del patrón descrito en iii) por una mayor longitud de los pelos de guarda y en que los pelos ocráceos forman una franja longitudinal en la línea media del vientre. Particularmente, los individuos de Itaparica, Bahía, poseen la base de los pelos blanquecinas, con puntas ocráceas anaranjadas concentradas en la línea media del vientre, que por su aspecto general recordaban más a las poblaciones de Argentina y Paraguay.

El número de mamas varió de 8 a 10 pares en los distintos grupos geográficos examinados. Las poblaciones de la cuenca del Amazonas y el noreste de Brasil

(excepto Bahía) mostraron 8 pares de mamas. Por otro lado, las poblaciones de Bahía y las de Mato Grosso se caracterizaron por poseer 10 pares. Voss y Carleton (1993) habían reportado 10 pares tanto para las poblaciones de Colombia y Venezuela como para Bolivia y Paraguay. Esta evidencia tiene cierta concordancia con los grupos recuperados con la morfogeometría.

El primer grupo morfogeométrico correspondería a *H. chacarius*, que en el esquema taxonómico actual es considerado una especie monotípica (Gonçalves et al., 2015; Salazar-Bravo, 2017). Massoia (1976) basado en algunos datos morfométricos y de coloración, atribuyó las poblaciones del noroeste argentino a la subespecie *balnearum*. No obstante, la evaluación aquí efectuada de las distintas líneas de evidencias, incluyendo datos moleculares, morfológicos y morfogeométricos sugiere que *balnearum* carece de sustento en su reconocimiento.

Para la agrupación conformada por ejemplares del centro y nordeste de Brasil, se encuentra disponible el nombre *H. sciureus*. Ya D'Elia et al. (2015) habían sugerido que el linaje "*Holochilus* sp. 1." del centro de Brasil (estado de Tocantins) correspondería a *H. sciureus*, teniendo en cuenta la proximidad a la localidad típica de *H. sciureus* (Minas Gerais) respecto a las otras muestras incluidas en los análisis. Del mismo modo, las evidencias morfogeométricas que incluyeron muestras de localidades próximas a la tierra típica de *H. sciureus*, muestran una discontinuidad respecto a las poblaciones amazónicas. Por lo tanto, se puede asumir que esta especie estaría restringida al centro y nordeste de Brasil.

Para la agrupación distribuida en las cuencas del Amazonas y el Orinoco, el escenario es algo más complejo. Según el arreglo taxonómico actual (Gonçalves et al., 2015; Salazar-Bravo, 2017), en la cuenca del Amazonas habita *H. sciureus*. Sin embargo, como se discute en el párrafo anterior, distintas líneas de evidencias demuestran la discontinuidad entre las formas de distribución amazónica y las del centro y nordeste de Brasil. Para esta región se encuentran disponibles varios nombres: *H. amazonicus*, *H. berbicensis*, *H. guianae*, *H. incarum* y *H. nanus*. El que tiene prioridad, si todas estas formas fueran sinónimos (que es al menos lo que sugieren las evidencias morfogeométricas), es *H. nanus*, cuya localidad típica es la Isla de Marajó, en la desembocadura del Río Amazonas, y al que correspondería asignar estas poblaciones.

Por otro lado, las poblaciones vinculadas a la cuenca del Orinoco, que incluyeron localidades de Colombia y Venezuela, no se diferenciaron morfogeométricamente de aquellas vinculados a la cuenca amazónica. Sin embargo, otras fuentes de información, como las evidencias moleculares como el linaje

“*Holochilus* sp. 2” según D’Elía et al. (2015), cariotípicas (Gardner y Patton, 1976; Aguilera y Perez-Zapata, 1989)] y algunos rasgos externos (e.g., número de mamas, coloración del pelaje ventral) (Voss y Carleton, 1993) sugieren que estas poblaciones representarían una entidad distinta. En este sentido, mantenemos la validez de *H. venezuelae*, al menos hasta que con la incorporación de más ejemplares y datos moleculares de estas poblaciones se pueda poner a prueba esta hipótesis. Un segundo aspecto en relación a este es si las poblaciones de Colombia corresponden a esta misma entidad o merecen un reconocimiento diferencial.

Respecto a las poblaciones de Surinam, en los análisis morfogeométricos estuvieron representados sólo mandíbulas del norte de este país (provincias de Commewijne y Paraibo) y los resultados mostraron a estas poblaciones más similares a las amazónicas. D’Elía et al. (2015), basados en el citocromo b, habían reportado una estructuración geográfica para esta región, con un clado al norte de Surinam y otro al sur de este país. Este último clado, resulta genéticamente más próximo a los haplotipos del estado de Amazonas (Brasil), Bolivia y Peru, que al clado norte de Surinam (D’Elía et al., 2015). Provisoriamente, mantenemos todas las poblaciones de Surinam bajo el concepto de *H. nanus*.

2.4.4. Evaluación de los ejemplares de *Holochilus* del grupo *sciureus* en Bolivia

Anderson (1997), en su revisión de la taxonomía y distribución de los mamíferos de Bolivia, refirió como *H. sciureus* a todos los ejemplares colectados en este país. Poco tiempo después, Pardiñas y Galliari (1998) reportaron la ocurrencia de *H. chacarius* para departamento de Santa Cruz y Beni, a partir de dos ejemplares depositados en el MACN. Con los resultados de la presente tesis, se extiende la distribución de *H. chacarius* a otras localidades del Beni. Actualmente, los datos moleculares solo incluyen a *H. sciureus* para Santa Cruz (D’Elia et al., 2015).

El hecho de que en Bolivia coexistan *H. chacarius* y *H. sciureus* en simpatría no resulta del todo inesperado, ya que en las tierras bajas de este país convergen dos provincias biogeográficas principales *sensu* Morrone (2004a, 2006): el Pantanal, que cubre el territorio boliviano diagonalmente de noroeste a sureste, y el Chaco, que abarca la mayor parte el sur del país. No obstante, en cuanto ecorregiones basadas en vegetación esta región es algo más diversa: el norte conformado por una transición del bosque húmedo de Madeira-Tapajós, el bosque seco de la Chiquitanía a nordeste y los Llanos de Moxos, unas sabanas entremezcladas con bosques en galería, al noerdeste. Al

sur convergen el Chaco seco semiárido y el Pantanal, este último caracterizado por inundaciones periódicas (Eva et al. 2002; Dinerstein, 1995).

Hidrográficamente, el territorio boliviano también ocupa un papel clave, ya que en él se originan los principales afluentes del curso superior del Madeira: los ríos Mamore y Guaporé-Itenez, que establecen conexiones temporales con la cuenca del río Paraguay durante las estaciones lluviosas. El sur de Bolivia y el norte de Argentina están atravesados por los ríos Parapeti, Grande y Pilcomayo (Carvalho y Albert, 2011). Por lo tanto, del mismo modo en el que la composición de diversidad de peces refleja este intercambio, también es esperable que en especies asociadas a los cursos de agua, como es el caso de *Holochilus*, ocurra un contacto entre la especie primariamente amazónica (*H. nanus*) y la chaco-platense (*H. chacarius*). Estas mismas convergencias biogeográficas se reflejan en otros mamíferos terrestres, como es el caso del género *Cavia*, ya que en este territorio ocurren en simpatria dos especies: *C. tschudii* y *C. aperea*, este último con al menos dos subespecies (Dunnum y Salazar-Bravo, 2010).

Seguramente, el uso de herramientas moleculares contribuirá a dilucidar más finamente los patrones de distribución de ambas especies en Bolivia. Una situación similar se podría estar dando en la región chaqueña de Argentina y Paraguay, donde es muy probable que se presente la misma dinámica.

2.4.5. Evaluación taxonómica de *H. lagigliai*

H. lagigliai fue propuesta como una especie distinta por una combinación de caracteres que incluyen una cola más corta (en comparación con *H. chacarius* y *H. vulpinus*), cráneo ancho, placa zigomática ancha con el borde anterior redondeado y el paladar sin excrescencias. Con respecto a la morfología dentaria, *H. lagigliai* se caracteriza por un procíngulo del M1 subelíptico, con paraestilo y protostilo, mesolofostilo bien desarrollado en el M1, M3 más corto que el M2 y carente de hipoflexo y la fosétida anteromediana del m1 abierta y desplazada labialmente (Pardiñas et al., 2013). Además, morfométricamente *H. lagigliai* se distingue de las otras especies de *Holochilus* por su región interorbital, placa zigomática y paladar más anchos (Pardiñas et al., 2013).

La serie de rasgos morfológicos que caracterizan a *H. lagigliai* incluyen una mezcla de características comunes al grupo *sciureus* y otras del grupo *brasiliensis*. El paladar sin excrescencias, los agujeros palatinos posteriores, la disposición algo más transversal de los lofos y flexos y la fosétida anteromediana desplazada labialmente recuerdan al morfotipo del grupo *sciureus* (Voss y Carleton, 1993; Pardiñas y Galliari,

1998). Por otro lado, algunos rasgos son típicos del grupo *brasiliensis*, como ser el rostro corto y ancho, arcos zigomáticos convergentes, cúspides principales con bordes exteriores redondeadas, presencia de mesolofostilo en M1 y las crestas masetéricas que se unen posteriormente al m1 y forman un único cordón al nivel del extremo anterior de m1 (Pardiñas y Teta, 2011; Pardiñas et al., 2013).

La reevaluación de los materiales de la serie tipo en conjunto con nuevos especímenes, sugieren una mayor variabilidad para esta especie que la inicialmente expuesta por Pardiñas et al. (2013). En particular, la presencia del hipoflexo en el M3 y el tamaño relativo entre este último diente y el M2, resultan concordantes con la alta variabilidad de los molares en el género, en especial del M3 (Peters y Tostain, 1981), un diente que por demás tiende a la hipertrofia. Además, se incorporaron algunos rasgos únicos de *H. lagigliai* respecto a las otras especies del género, como ser la placa zigomática algo más abierta lateralmente, produciendo una escotadura zigomática más excavada, el borde posterior de la placa zigomática al nivel del M1 y proceso palatal del premaxilar extendiéndose posterior a la sutura del premaxilar. En este contexto, resulta necesario enmendar la diagnosis de la especie incorporando estos nuevos caracteres registrados como distintivos.

El ACP de la vista ventral del cráneo mostró que *H. lagigliai* se diferencia morfométricamente de *H. chacarius* y *H. vulpinus*, reforzando la hipótesis de que se trata de una especie plena. El hecho de que el ALD clasifique a ambos ejemplares como *H. vulpinus*, así como algunos rasgos morfológicos (e.g., cúspides principales redondeadas y opuestas, mesolofostilo persistente, M3 mayor a M2) sugieren una mayor cercanía con el grupo *brasiliensis*.

Queda aún pendiente resolver la posición de *H. lagigliai*, para lo cual es necesario su tratamiento en un contexto filogenético, incorporando tanto caracteres morfológicos como moleculares. Actualmente, no se cuenta con material genético secuenciado de esta especie, por lo que hace necesario realizar muestreos sistemáticos para la captura de nuevos ejemplares o, en todo caso, extraer ADN a partir de holotipo o de alguno de los materiales disponible. Si bien dos intentos de trampeo –llevados a cabo en el marco de esta tesis– en la cuenca del río Atuel resultaron negativos, se recabaron datos en conversaciones con los pobladores que sugieren que *H. lagigliai* presenta poblaciones vivientes, al menos en los alrededores de la localidad mendocina de San Rafael. Por lo tanto, la obtención de nuevas evidencias de esta especie, singular en el género por su aislamiento y el ambiente extremo ocupado, parece probable en un futuro cercano.

2.4.6. Análisis filogenético

Al igual que en el trabajo de D'Elía et al. (2015), se recuperan dos clados bien soportados dentro de *Holochilus*, correspondientes al grupo *brasiliensis* y *sciureus*. Sin embargo, la filogenia obtenida a partir del citocromo b muestra a *Holochilus* parafilético con respecto a *P. simplex*. No obstante, este nodo no posee un buen soporte; además, tanto los marcadores nucleares, como el análisis combinado apoyan la monofilia del grupo y descartan el escenario mitocondrial.

Dentro del grupo *brasiliensis*, los datos moleculares apoyan la distinción entre *H. brasiliensis* y *H. vulpinus*, con una divergencia genética (distancia p) entre ellas de 0,89 (Tabla 6). De esta manera, la evidencia genética se suma a los datos morfológicos y morfométricos como apoyo para la distinción de ambos taxones.

Al interior del clado *sciureus*, se reconocen cuatro linajes a nivel de especie (*H. chacarius*, *H. nanus*, *H. sciureus* y *H. venezuelae*), con una divergencia genética muy similar entre ellas (*H. chacarius*, distancia p= 0,67 respecto *H. nanus*, 0,68 de *H. venezuelae* y 0,78 de *H. sciureus*) (Tabla 6). La posición de algunos taxones varía según el análisis; por ejemplo, *H. sciureus* se ubica en la base del clado (*H. chacarius* (*H. nanus*, *H. venezuelae*)) en el análisis combinado; sin embargo, la filogenia obtenida en la estimación de los tiempos de divergencia ubica a *H. venezuelae* en la base (*H. sciureus* (*H. chacarius*, *H. nanus*)). Como se mencionó previamente, esta variación en la posición puede deberse a las asunciones/restricciones de cada análisis.

2.4.7. Tiempos de divergencia y biogeografía

El árbol filogenético para el género *Holochilus* fue obtenido mayormente a partir de evidencias moleculares mitocondriales y con una representación nuclear limitada. Por lo tanto, las inferencias podrían no representar con precisión la historia evolutiva de las especies que se tratan. Sin embargo, los patrones de diversificación muestran cierta congruencia con ciertos eventos geológicos y climáticos, brindando algunas pistas sobre los factores ambientales que pudieron haber influenciado esta diversificación.

La divergencia entre *Holochilus* y *Pseudoryzomys*, según los resultados de la presente tesis, ocurrió hace ~1,9 Ma (Figura 34.B). Este valor es cercano a estimaciones previas que ubican este evento hacia 2 Ma (Leite et al., 2014) o 2.5 Ma (Machado et al., 2013), próximas al límite Plioceno-Pleistoceno, un segmento temporal en el que ocurrieron una serie de eventos geológicos que desencadenaron en fluctuaciones climáticas a nivel regional e incluso a nivel global (Lunt et al., 2007; Hoorn et al.,

2010). Por ejemplo, es hacia esta fecha que ocurren el cierre definitivo del canal de Panamá (~3.5 Ma) (Marshall et al., 1982; Lunt et al., 2007; O'Dea et al., 2016), un incremento en el levantamiento de la cordillera de los Andes en su porción nordeste. Este último evento, según distintos autores, tuvo gran influencia en la configuración actual de la cuenca del Amazonas (Campbell et al., 2006; Mora et al., 2010). Del mismo modo, las glaciaciones plio-pleistocénicas (~2.5-0.01 Ma) (Rabassa y Clapperton, 1990; Rabassa et al., 2005; Lisiecki y Raymo, 2007) tuvieron consecuencias sobre las retracciones de la vegetación húmeda y expansión de la xerofita.

Si bien es aventurado atribuir la correspondencia entre eventos de especiación y eventos geológicos y climáticos, el hecho de que las dataciones para estos eventos sean concordantes con el origen de estos clados brindan una pista de que estos cambios ocurridos en el continente sudamericano probablemente habrían generado las condiciones ecológicas y vicariantes que facilitaron la diversificación de estos taxones. A esto se suma que la mayoría de los géneros de sigmodontinos tuvieron su cladogénesis en este periodo (Parada et al., 2013; Leite et al., 2014), así como también especies y subespecies de *Cavia* (Dunnun y Salazar-Bravo, 2010).

Posteriormente (~1,65 Ma), ocurre la divergencia entre los dos clados principales de *Holochilus*: el clado *brasiliensis* y el clado *sciureus*. Ya en un lapso de tiempo más cercano tuvieron lugar las cladogénesis de las otras especies del género (~1,19-0.5 Ma) (Figura 34.B).

Aunque con cierta superposición, las especies pertenecientes a cada uno de los clados principales de *Holochilus* ocupan ecorregiones con características climáticas y formaciones vegetales particulares. Tomando como referencia la clasificación de ecorregiones continentales según Morrone (2014), las especies del clado *brasiliensis* (*H. brasiliensis* y *H. vulpinus*) se distribuyen al sur-sudeste del continente sudamericano, habitando en biorregiones húmedas, como por ejemplo el Bosque Atlántico y el pastizal Pampeano (Massoia 1971b, 1976; Gonçalves et al., 2015)[Figura 34.A]. Por otro lado, los integrantes del clado *sciureus* (*H. chacarius*, *H. nanus*, *H. sciureus*, *H. venezuelae*) ocurren desde el norte hasta el centro-este de América del Sur, abarcando una mayor diversidad de ambientes, que incluyen desde formaciones húmedas como el Chaco Húmedo, el Pantanal y el Amazonas, hasta ecorregiones con climas más secos y vegetación xerófila, como el Cerrado, Chaco Seco y la Caatinga (Massoia 1971a, 1976; Voglino et al., 2004; Oliverira y Langguth, 2004; Brandão y Nascimento, 2015).

Al analizar la distribución de las especies dentro del género y en el contexto de la clasificación de ecorregiones de agua dulce de Abell et al. (2008), *H. brasiliensis*

ocurre principalmente en la ecorregión de Paraíba do Sul y marginalmente en las ecorregiones Fluminense, Paraná superior, Río San Francisco y Mata Atlántica Nordeste; *H. vulpinus*, por su parte, ocupa el Uruguay superior e inferior, Chaco, Paraná inferior, Paraguay, Laguna dos Patos y Drenajes Bonaerenses en el extremo sur de su distribución actual; *H. chacarius* está presente en el Paraná inferior, Chaco, Itenez-Guaporé y Paraguay; la única localidad reciente para *H. lagigliai* se encuentra en la ecorregión Cuyano-Desaguadero; *H. nanus* aparece mayormente en la ecorregión de Tierras Bajas del Amazonas, extendiéndose al norte a la ecorregión de Guayanas, al sur en Guaporé-Itenez y Mamore-Madre de Dios y al este en el Estuario del Amazonas en la desembocadura; finalmente, *H. venezuelae* es propia de los Llanos del Orinoco, Maracaibo, Delta del Orino y Drenaje de la Costa (Figura 34.A).

La estrecha relación de *Holochilus* con el medio dulciacuícola (Hershkovitz, 1955; Barlow, 1969; Massoia 1976) hace suponer, al menos como hipótesis de trabajo, que la diversificación de las especies de este género habría estado asociada con la historia de las cuencas hídricas. En efecto, mientras que los cuerpos de agua suelen representar barreras para la dispersión de especies que explotan el sustrato terrestre, para los mamíferos con comportamientos semiacuáticos, los cursos de agua actuarían como vehículos de dispersión genética (Centenos-Cuadros et al., 2011; Dalapicolla y Leite, 2018;). No obstante, los resultados de esta tesis sugieren que la distribución de las entidades específicas reconocidas dentro de *Holochilus* no se corresponden con los límites de ecorregiones de agua dulce, así como tampoco ninguna de las especies es endémica de alguna cuenca hidrográfica en particular (con la parcial excepción de *H. lagigliai*). Este hallazgo no resulta del todo inesperado, debido a que una respuesta similar se ha observado en otros roedores semiacuáticos como el orizomino *Nectomys squamipes* (Chiquito, 2015; Dadapicola y Leite, 2018) y los arvicolinos *Arvicola sapidus* (Centenos-Cuadros et al., 2011) y *Ondatra zibethicus* (Laurence et al., 2013). En todos esos casos, se ha reportado una baja divergencia genética y poca o ausente estructuración geográfica, debido a los desplazamientos constantes entre las poblaciones y el consecuentemente flujo génico dentro y entre las cuencas hidrográficas (Dadapicola y Leite, 2018).

En el caso del género *Holochilus*, según los resultados de los análisis de marcadores moleculares de D'Elia et al. (2015), se presentan dos escenarios distintos, dependiendo de que especie se trate. Por un lado *H. chacarius*, que al igual que las especies citadas anteriormente, carece de estructuración geográfica, probablemente debido a que las biorregiones en las que habita (e.g., Chaco, Pantanal) experimentan

inundaciones estacionales, lo cual favorecería el flujo génico entre las poblaciones. Por otro lado, *H. nanus* (referido como *H. sciureus*) y *H. vulpinus* exhiben una marcada estructuración geográfica. *H. nanus* incluye al menos 4 clados aparentemente alopátricos: 1) norte de Surinam; 2) sur de Surinam; 3) Perú y 4) estado de Amazonas en Brasil y Bolivia, siendo el clado del sur de Surinam genéticamente más cercano a los demás clados, antes que el del norte de Surinam, geográficamente más próximo. Una posible explicación a lo que ocurre con los dos clados de Surinam tendría relación con la interrupción del flujo de los ríos que atraviesan el escudo de las Guyanas, que conectan la cuenca amazónica con la cuenca de la costa atlántica al norte del escudo (Lujan y Ambruster, 2011). Esta estructuración geográfica concuerda con la estructuración genética exhibida por *Hydrochoerus hydrochaeris* para el oeste del Amazonas (Ruiz-García et al. 2015) así como la mayor riqueza de especies de anfibios y mamíferos para esta región, probablemente relacionados a los cambios de finales del Neógeno (Hoorn et al., 2010).

Finalmente, *H. vulpinus* también presenta una estructuración geográfica con un clado norte conformado por muestras del este de Paraguay y las provincias argentinas de Entre Ríos y Corrientes y un clado sur, conformado por individuos del sur de Brasil, Uruguay y la provincia de Buenos Aires, en el centro-este de Argentina. Esta estructuración probablemente esté relacionada con las fluctuaciones climáticas y cambios en la configuración de la vegetación durante Pleistoceno, que afectaron también la región pampeana y patagónica (Rabassa et al. 2005, Soibelzon y Tonni, 2009).

Para futuros estudios del género *Holochilus* sería clave la incorporación de más marcadores moleculares y una mayor cobertura geográfica para especies de amplia distribución, en particular para *H. brasiliensis*, *H. sciureus* y *H. venezuelae*, todos taxones pobremente representados. En este sentido, la reconstrucción ancestral del origen del género, así como la ubicación espacio-temporal de las cladogénesis internas, ayudarían a esclarecer y vincular la diversificación del género con los factores geológicos o climáticos que subyacen a estos procesos (Gómez, 2012; Dantas et al., 2015).

La incorporación de herramientas moleculares y metodológicas novedosas en las últimas dos décadas ha permitido avanzar considerablemente en la comprensión de la diversidad Neotropical, en particular por aportes enfocados en el Amazonas (Patton y Da Silva, 1998, 2001; Leite y Rogers, 2012; Antonelli et al., 2018). Aunque no existe una única hipótesis que explique la biodiversidad en esta región, distintos autores han

ofrecido un abanico de hipótesis y múltiples causas (Leite y Rogers, 2012). Por lo tanto, a pesar de los esfuerzos, la comprensión acabada de los patrones de diversificación, así como de los factores causantes de esta compleja diversidad aún se encuentra lejos de ser satisfecha.

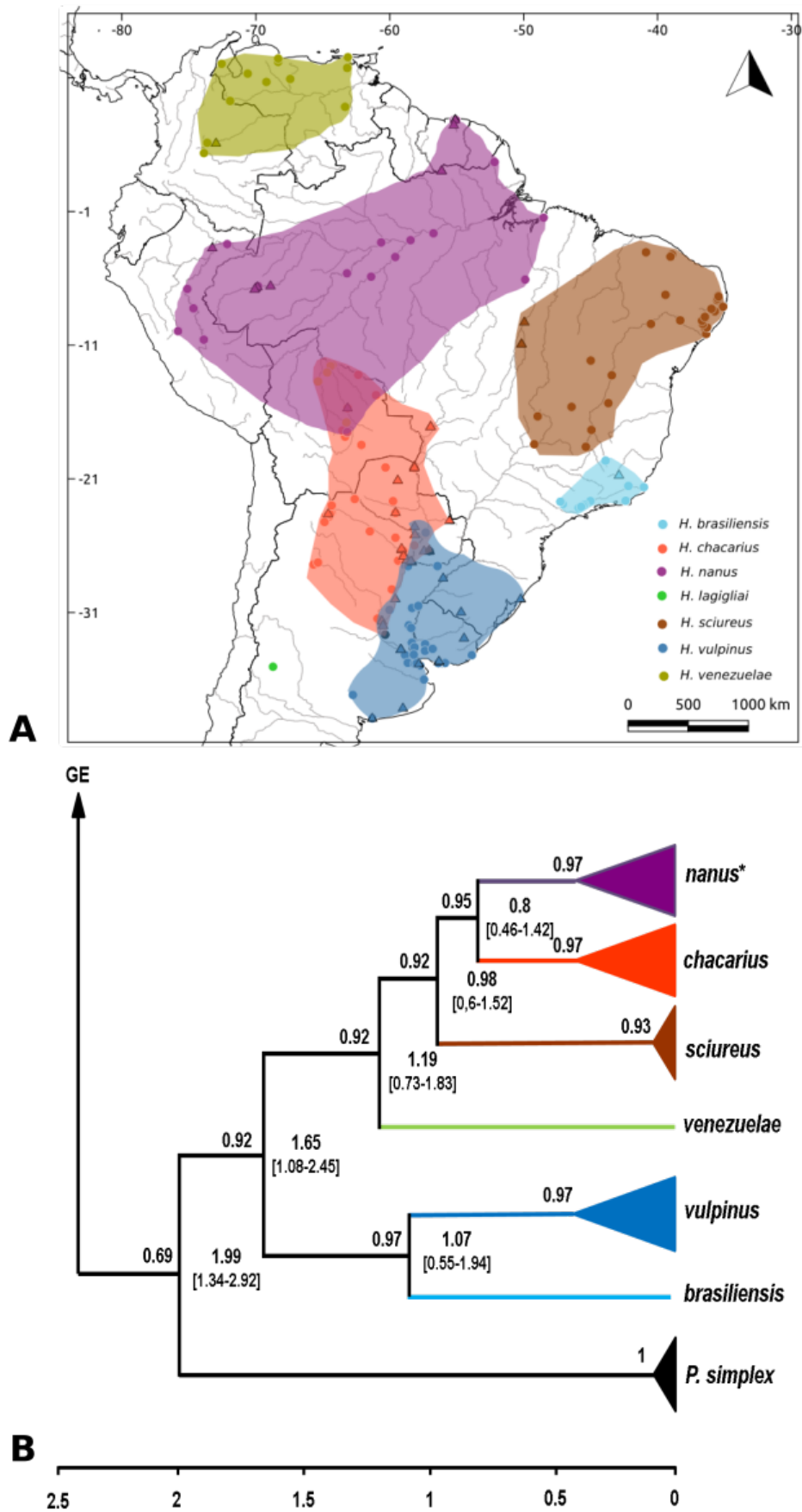


Figura 34. A. Mapa de las especies reconocidas en esta tesis. B. Arbol filogenético con los tiempos de divergencia (MA).

2.4.8. Sumario taxonómico

ORDEN RODENTIA Bowdich, 1821

FAMILIA CRICETIDAE Fischer, 1817

SUBFAMILIA SIGMODONTINAE Wagner, 1843

TRIBU ORYZOMYINI Vorontov, 1959

Holochilus Brandt, 1835

SINÓNIMOS:

Mus: Desmarest, 1819a: 62; parte (descripción de *brasiliensis*); no *Mus* Linnaeus.

[*Mus*] *Holochilus* Brandt, 1835:428; como subgénero; especie tipo *Holochilus sciureus* Wagner, designado bajo el poder plenario de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoología (ICZN 2001 :Opinión 1984).

Holochyse Lesson, 1842: 137; ortografía incorrecta de *Holochilus* Brandt.

Hesperomys Wagner, 1843: 535; parte; no *Hesperomys* Waterhouse.

Halochilus Schinz, 1845:192; ortografía incorrecta de *Holochilus* Brandt.

Mus (*Holochilus*): P. Gervais, 1854: 411; como subgénero; *brasiliensis* incluido como especie.

Holochilomys Brandt, 1855:304; propuesto en reemplazo del nombre *Holochilus* Brandt.

Holocheilus Coues, 1874:177; ortografía incorrecta de *Holochilus* Brandt.

[*Hesperomys*] *Holochilus*: Burmeister, 1879: 210; como subgénero; *vulpinus* incluido como especie y *brasiliensis* como sinónimo.

CONTENIDO: ***brasiliensis*** Desmarest, 1819 (incluyendo *wagneri* Moojen, 1952); ***chacarius*** Thomas 1904 (incluyendo *balnearum* Thomas, 1906); ***lagigliai*** Pardiñas et al., 2013; ***nanus*** Thomas, 1897 (incluyendo *amazoninus* Osgood, 1915; *berbicensis* Morrison-Scott, 1937; *incarum* Thomas, 1920); ***sciureus*** Wagner, 1942; ***venezuelae*** Allen, 1915; ***vulpinus*** Brants, 1827 (incluyendo *darwini* Thomas, 1897).

ESPECIE TIPO: *H. sciureus* Wagner, 1842.

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA (tomada de Weksler, 2006): un roedor orizomino caracterizado por la siguiente combinación de caracteres: tamaño de mediano

a grande; cola igual o mas larga que la longitud conjunta de la cabeza más el cuerpo; orejas pequeñas; vibrisas mistaciales cortas; patas grandes y robustas, provistas de membranas interdigitales; garras largas y robustas; superficie plantar de las patas parcialmente lisas, almohadillas plantares reducidas, hipotenar usualmente ausente. El pelaje de longitud variable, de corto y denso a largo y suave; coloración dorsal variable, de ocráceo oscuro anaranjada-rojiza brillante o canela pálida, siempre algo más oscuro hacia línea media dorsal por la mayor concentración de pelos de guarda completamente negros; flancos más claros, variando de naranja de aleonado pálido, sin un contraste dorsal-ventral marcado; vientre con pelos finos y suaves; coloración ventral variable, de completamente blanca a base grisácea con las puntas de tonos ocráceos, cubriendo completamente el vientre, o dispersos en la línea media; región inguinal, axilar y cuello frecuentemente cubiertos usualmente por pelos completamente blancos. Cráneo robusto, rostro corto y ancho, caja craneana subcuadrangular; arcos zigomáticos convergentes anteriormente o subelípticos; región interorbitaria simétrica, bicóncava y con forma de anfora; bordes supraorbitarios rectos o formando crestas supraorbitales; borde postorbital presente, cubriendo la sutura frontal-escamosal en vista lateral; placa zigomática ancha, borde anterior libre generalmente provisto de una espina en la esquina anterodorsal, escotadura zigomática bien excavada; paladar estrecho y largo o moderadamente largo; puente palatino atravesado longitudinalmente por una cresta medial, que en el extremo posterior está provista de unas excrescencias diminutas o desarrolladas y con procesos laterales; dos surcos laterales que en el extremo posterior cuentan con un número variable de foraminas. Mandíbula robusta y alta; las crestas masetéricas superior e inferior unidas posteriormente al m1, continuando en una única cresta, o unidas en el extremo distal anterior al m1. Incisivos superiores opistodontes, planos medialmente y con un bisel lateral; series molares convergentes anteriormente o casi paralelas; molares con corona plana y moderadamente hipsodontes; cúspides principales opuestas y con márgenes redondeadas o dispuestas alternadamente y con márgenes triangulares; M1 y M2 con mesolofo diminuto presente o ausente; M3 igual o mayor que M2, con mesolofo usualmente presente; m1 con procíngulo subelípticosimétrico o lateralmente comprimido, fosetida anteromediana de posición central, forma irregular o desplazada labialmente y alargada transversalmente u ovalada; m3 sigmoide.

DISTRIBUCIÓN: *Holochilus* se distribuye ampliamente en las regiones bajas de América del Sur; su límite de distribución septentrional se ubica hacia la costa caribeña de Surinam y Venezuela; al sur el registro más austral corresponde al área que se extiende

entre los ríos Colorado y Negro, en el sur de la provincia de Buenos Aires, Argentina. Altitudinalmente se extiende desde el nivel del mar hasta cerca de 1000 msnm en Santa Ana, Perú y hasta 1300 msnm en el Nihuil, Mendoza, Argentina (Massoia 1976; Barreto y García-Rangel, 2005; Formoso et al., 2010; Pardiñas et al., 2013).

DISTRIBUCIÓN CRONOLÓGICA: el biocron del género es conocido a partir de los registros principalmente de 2 especies. *H. vulpinus* (referido como *H. brasiliensis*) con una escala temporal desde el Pleistoceno Medio-Reciente en sitios en el centro y este de Argentina (Pardiñas 2004; Teta et al., 2005) y Pleistoceno Tardío-Reciente en Brasil (Pardiñas e Teta, 2011). Con respecto a *H. chacarius* los registros son del Holoceno Tardío en el Nordeste de Argentina (Pardiñas y Teta 2011) y este de Paraguay (Torres et al., 2014); Holoceno Temprano en el sur de Bolivia (Pardiñas y Galliari, 1998)

Holochilus brasiliensis (Desmarest, 1819)

SINÓNIMOS:

Mus brasiliensis Desmarest, 1819a: 62; localidad típica “Brésil”; restringido a Lagoa Santa, Minas Gerais, por Hershkovitz (1955b:662), sobre la base del itinerario del colector del holotipo, August St.-Hilaire.

Holochilus brasiliensis: Gray, 1843b:114; parte (listado de *Mus brasiliensis* Desmarest); primer uso de la actual combinación de nombres.

Holochilomys brasiliensis: Hensel, 1872b: 32; combinación de nombres.

Hesperomys [*Holochilus*] *brasiliensis*: Ihering, 1894:19; combinación de nombres.

Holochilus wagneri Moojen, 1952:65; localidad típica “Matas de Ipanema, São Paulo,” Brasil.

Holochilus brasiliensis brasiliensis: Hershkovitz, 1955b: 662; combinación de nombres.

MATERIAL TIPO: Colectado por Auguste Saint-Hilaire y depositado Muséum National d'Histoire Naturelle de París. El mismo se encuentra extraviado según comentario personal de Christine Denys (2014) por lo que no se pudo consultar.

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: una especie del género *Holochilus* que se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: tamaño mediano (longitud total ca. 295-420 mm; longitud de la cola ca. 103-220 mm; longitud de la pata ca. 35-50 mm; peso ca. 132-190g.); pelaje dorsal largo y suave; coloración dorsal ocrácea oscura, más oscura en la línea media dorsal; flancos más claros, vientre con pelos finos y suaves,

base gris plomiza puntas ocráceas o anaranjadas, cubriendo casi toda la superficie ventral, excepto las regiones inguinal, axilar, cuello y mentón, que forman parches de pelos completamente blancos; número de mamas = 16 (8 pares). Cráneo robusto, rostro corto y ancho; arcos zigomáticos convergentes anteriormente; región interorbitaria estrecha, bicóncava simétrica; bordes supraorbitarios rectos o con crestas moderadamente desarrolladas; borde postorbital vertical sobre el escamoso, cubriendo la sutura fronto-escamosal en vista lateral; placa zigomática ancha, con el borde anterior libre y provisto de un proceso espinoso anterodorsal; escotadura zigomática bien excavada; borde posterior de la placa zigomática posicionado anteriormente al aveólo del M1; fenestra del subescamosal conspicua, separado del foramen postglenoideo por el proceso hamular del escamoso; forámenes incisivos extendidos posteriormente casi hasta los alvéolos de los M1; proceso palatino del premaxilar se comprime a $\frac{2}{3}$ de los forámenes incisivos; paladar largo; borde anterior de fosa mesopterigoidea frecuentemente no extiende entre los M3; mandíbula robusta y alta; ramas superior e inferior de la cresta masetérica unidas posteriormente al m1, continuando en un único cordón; series molares convergentes anteriormente; cúspides principales de los molares opuestas y con márgenes redondeados; M1 y M2 con mesolofo disminuido usualmente presente; largo del M3 subigual al del M2, con un mesolofo pequeño; procíngulo del m1 subelíptico, con fosétida anteromediana de forma irregular y de posición central; proto- e hipocónido subtriangulares y orientados anteriormente; m3 sigmoide.

CARIOTIPO: $2n = 40$, $FN = 56$ (Freitas et al., 1983; Gonçalves et al., 2015).

DISTRIBUCIÓN: Sudeste de Brasil. *Holochilus brasiliensis* se distribuye geográficamente desde el sudeste de Bahía, extendiéndose hasta el sudeste (Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo), este de Minas Gerais y hacia el sur hasta Rio Grande do Sul (Freitas et al., 1983; Brandão y Nascimento, 2015). Su presencia en Uruguay resulta plausible, dada la cercanía geográfica de su registro más austral en Pelotas, Brasil.

COMPARACIONES: *H. brasiliensis* se diferencia de las especies del grupo *sciureus* principalmente por la morfología de los molares (i.e. cúspides opuestas y márgenes redondeados, contra cúspides alternadas y márgenes prismáticos). Dentro del grupo *brasiliensis* se distingue de *H. vulpinus* por su tamaño relativamente menor, coloración ventral mayormente ocráceo, M3 igual al M2 y mesolofo pequeño. Morfogeométricamente se diferencia de *H. vulpinus* por un tamaño del cráneo más

pequeño, nasales alargados, placa zigomática corta, bóveda craneana más redondeada, las bullas timpánicas más infladas lateralmente y mandíbula algo más baja y compacta. Además, el cariotipo y las evidencias moleculares soportan a *H. brasiliensis* como especie válida.

Holochilus chacarius Thomas, 1906

SINÓNIMOS:

Holochilus chacarius Thomas, 1906: 447; localidad típica “Chaco 1 league N.W. of Concepcion, [Concepción] Paraguay”. Concepción es la capital del departamento con el mismo nombre, ubicado sobre el margen izquierdo del río Paraguay. Por lo tanto, la indicación “Chaco, a una legua [4,82 km] al noroeste de Concepción” podría hacer referencia al margen derecho del río, departamento Presidente Hayes.

Holochilus balnearum Thomas, 1906: 447; localidad típica “Bañado de S.[an] Felipe, Tucuman [= Tucumán]. Alt. 435 m,” Argentina. De acuerdo a los datos actuales que se poseen, el sector del Bañado San Felipe ha casi quedado subsumido en el ejido urbano de la ciudad de San Miguel de Tucumán, con coordenadas aproximadas 26°53’ S y 65°14’W.

Holochilus brasiliensis vulpinus: Hershkovitz, 1955: 662; combinación de nombres; parte, no *Mus vulpinus* Brants.

Holochilus brasiliensis balnearum: Hershkovitz, 1955: 665; combinación de nombres.

Holochilus brasiliensis chacarius: Massoia, 1971a: 13; combinación de nombres.

Holochilus chacarius chacarius: Massoia, 1976: 12; combinación de nombres.

Holochilus chacarius balnearum: Massoia, 1976: 56; combinación de nombres.

MATERIAL TIPO: para el presente estudio se tuvo acceso a fotografías del holotipo consistente en un cráneo fragmentado y mandíbula (B.M. 1.3.11.2). El mismo fue colectado por Insley y depositado en el Natural History Museum (NHM), Londres, Inglaterra. (Figura 35)

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: una especie del género *Holochilus* de tamaño mediano (longitud total ca. 201-408 mm; longitud de la cola ca. 112-191 mm; longitud pata ca. 30 -47mm; peso ca. 50-240g.) que se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: pelaje largo y suave; coloración dorsal canela, variando de más rojizo a ocráceo pálido, tornándose más claro hacia los flancos; vientre de base grisácea

plomiza, coloración algo variable, por lo general es completamente blanquencino, pero en algunos individuos presenta tonos ocráceos anaranjados pálidos; número de mamas = 20 (10 pares); cráneo robusto, rostro relativamente corto; arcos zigomáticos subelípticos en vista dorsal; región interorbitaria bicóncava simétrica, bordes supraorbitarios rectos o con crestas moderadamente desarrolladas; borde postorbital ocultando la sutura fronto-escamosa en vista lateral; placa zigomática ancha, con el borde posterior posicionado anteriormente al alveólo del M1; borde anterior libre, con diminuta espina orientada hacia la cápsula nasolacrimal, formando una escotadura zigomática profunda; fenestra del subescamosal parcialmente obstruida por el proceso hamular del escamoso; paladar estrecho y moderadamente largo, borde anterior de la fosa mesopterigoidea se extiende entre los huesos maxilares, pero no entre los M3; mandíbula alta y robusta; proceso coronoides con proyección variable, de apófisis casi vertical a posteriormente inclinada, siempre por encima del proceso condiloideo; ramas inferior y superior de la cresta maseterica unidas en el extremo distal, al nivel del borde anterior del alvéolo del m1; series molares convergentes anteriormente; cúspides principales de los molares dispuestas alternadamente, con márgenes exteriores prismáticos; M1 y M2 sin mesolofos; M3 de largo subigual al M2, con mesolofos presente, frecuentemente conectado al metacono por el extremo distal; procíngulo del m1 subelíptico, lateralmente comprimido; fosétida anteromediana desplazada labialmente, alargada transversalmente; m3 sigmoide.

CARIOTIPO: 2n= 48-56, FN = 57- 60 (Vidal-Rioja et al., 1976; Nachman y Myers, 1989; Nachman, 1992a, 1992b)

DISTRIBUCIÓN: *H. chacarius* se asocia típicamente en su distribución geográfica con el bioma del Chaco en Argentina y Paraguay, pero también alcanzando los bosques montanos bajos de la ceja de Yungas del noroeste argentino (Jujuy, Salta, Tucumán). En Brasil, se encuentra en el centro-oeste abarcando los estados de Mato Grosso y Mato Grosso do Sul, ocupando principalmente el bioma del Pantanal (Brandão y Nascimento, 2015). En Bolivia, se distribuye hacia el Chaco Seco al Pantanal, en simpatria con *H. nanus*. En su extensión más austral, alcanza el norte de la provincia de Buenos Aires (Massoia 1971a, 1976; Voglino et al., 2004).

COMPARACIONES: *H. chacarius* se diferencia de las especies del grupo *brasiliensis* principalmente por la configuración de la morfología dentaria, con cúspides más

prismáticas, mientras que en los miembros del grupo *brasiliensis* estas estructuras son redondeadas. Dentro del grupo *sciureus*, *H. chacarius* morfogeométricamente se caracteriza por presentar unos cráneos más anchos, nasales algo más cortos, placas zigomáticas algo más alargadas, bullas timpánicas lateralmente expandidas y series molares más cortas. Además, se distingue de las demás especies por el pelaje suave y largo, coloración ventral blanquecina. A esto se suma la amplia variabilidad cariotípica, así como las evidencias moleculares apoyan la distinción de *H. chacarius* como especie válida.



Figura 35. Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y lateral de la mandíbula del holotipo *H. chacarius* (B.M. no. 1.3.11.2).

Holochilus lagigliai Pardiñas, Teta, Voglino, y Fernández, 2013

SINÓNIMOS:

Holochilus lagigliai Pardiñas, Teta, Voglino, y Fernández, 2013; la procedencia exacta del holotipo no es conocida; la etiqueta original indica “El Nihuil – San Rafael– Mendoza–Argentina” El Nihuil es una represa construida en 1947 sobre el río Atuel, con coordenadas geográficas aproximadas 35°04'S, 68°43'O, 1300 m (véase Pardiñas et al., 2013).

MATERIAL TIPO: el holotipo consiste en un cráneo incompleto con su correspondiente mandíbula (MHNSR 564) y la piel disecada del mismo individuo (MHNSR 558), sin información sobre medidas externas y sexo, colectado por Felipe Faliti y depositado en el Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael, Mendoza, Argentina (Figura 36).

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: una especie mediana del género *Holochilus* (longitud de la cola 136.5 mm) que se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: pelos largos; coloración dorsal ocráceo anaranjado, algo más oscuro hacia la línea media, tornándose más claro hacia los flancos; vientre cubierto de pelos blancuzcos de base gris plumizo; puntas de los pelos ocráceos anaranjados cubriendo casi todo el vientre, excepto la región inguinal, axilar y cuello, donde tienen unos parches con pelos completamente blancos. Cráneo robusto, rostro corto y ancho; arcos zigomáticos convergentes anteriormente; región interorbitaria ancha, simétrica biconcava con forma de ánfora; crestas supraorbitarias moderadamente desarrolladas; placa zigomática bastante ancha, con borde anterior libre, redondeado en la esquina superior o provisto de una espina diminuta, algo abierta lateralmente, produciendo una escotadura zigomática bastante profunda; borde posterior de la placa zigomática posicionado al nivel del alvéolo del M1; borde postorbital ocultando la sutura fronto-escamosal en vista lateral; fenestra del subescamosal parcialmente obstruido por el proceso hamular del escamoso; forámenes incisivos extendidos posteriormente casi alcanzando los alvéolos de los M1; proceso palatal del premaxilar se extiende hasta casi el extremo posterior de los forámenes incisivos; paladar ancho y largo; fosa mesopterigoidea con el borde anterior no se extiende entre los M3, detrás del M3; mandíbula robusta y alta; proyección capsular bien desarrollada posicionada justo debajo de la escotadura sigmoidea; el proceso coronoides casi vertical con el extremo

proyectado por encima del proceso condiloides, con la escotadura sigmoidea oval; ramas inferior y superior de la cresta masetérica confluyendo antes del m1, continuando en un único cordón; series molares superiores casi paralelas; cúspides principales de los molares opuestas, con márgenes redondeados; M1 subrectangular, protostilo y parastilo presentes; mesostilo presente como una pequeña cúspide aislada o fusionada con el mesolofo formando un mesolofostilo; M2 subcuadrangular; M3 de largo igual o mayor al M2, con o sin hipoflexo, con mesolofo bien desarrollado; m1 con el procíngulo subcircular, con la anterofoseta abierta labialmente.

CARIOTIPO: Desconocido.

DISTRIBUCIÓN: *H. lagigliai* es conocida sólo de la localidad típica (Pardiñas et al., 2013). Trabajos de campo en la cuenca del río Atuel resultaron negativos en la obtención de nuevos ejemplares. Sin embargo, los pobladores del sector de San Rafael que se dedican a la caza de *Myocastor coypus*, describen una rata acuática que por sus características corresponde a *H. lagigliai*.

COMPARACIONES: esta especie exhibe una serie rasgos que resultan en una combinación de algunas características propias del grupo *brasiliensis* y otras del grupo *sciureus*: el paladar sin excrecencias, los agujeros palatinos posterolaterales, la disposición algo más transversal de los lofos y flexos y la fosétida anteromediana desplazada labialmente recuerdan al morfotipo del grupo *sciureus* (Voss y Carleton 1993; Pardiñas y Galliari, 1998). Por otro lado, algunos rasgos son recurrentes en el grupo *brasiliensis*, como ser el rostro corto y ancho, arcos zigomáticos convergentes, cúspides principales con bordes exteriores redondeadas, presencia de mesolofostilo en M1 y la cresta masetera que se une posterior a m1 y siguen en un único cordón al nivel del extremo anterior de m1 (Pardiñas y Teta, 2011; Pardiñas et al., 2013).



Figura 36. Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y lateral de la mandíbula del holotipo *H. lagigliai* (MHNSR 564).

Holochilus nanus Thomas 1897

SINÓNIMOS:

Holochilus guianae Thomas, 1901: 149; localidad típica “Kanuku Mountains, aproximadamente 59° W. and 3° N., and on the savannahs near their base, at altitudes varying from 240 to 2000 feet,” Upper Takutu– Upper Essequibo, Guyana.

Holochilus amazonicus Osgood, 1915:188; localidad típica “Itacoatiara, Amazon River, [Amazonas] Brazil”

Holochilus incarum Thomas, 1920: 227; localidad típica “Santa Ana,” Cusco, Peru.

Holochilus sciureus berbicensis Morrison- Scott, 1937: 20; localidad típica “Blairmont Plantation, Berbice, coastal British Guiana,” Upper Demerara- Berbice, Guyana.

Holochilus brasiliensis nanus: Hershkovitz, 1955b: 666; combinación de nombres.

Holochilus brasiliensis amazonicus: Hershkovitz, 1955: 667; combinación de nombres.

Holochilus brasiliensis incarum: Hershkovitz, 1955: 668; combinación de nombres.

Holochilus brasiliensis guianae: Hershkovitz, 1955: 668; combinación de nombres.

Holochilus brasiliensis berbicensis: Hershkovitz, 1955: 669; combinación de nombres.

Holochilus sciureus berbicensis: Barreto y García-Rangel, 2005: 2; combinación de nombres.

MATERIAL TIPO: se tuvo acceso a fotografías del holotipo que consiste en un cráneo y mandíbula intactos (B.M 97.4.1.2), colectados por el E. A. Goeldi y depositados en Natural History Museum (NHM), Londres, Inglaterra (Figura 37).

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: una especie mediana del género *Holochilus* (longitud total ca. 215-410 mm; longitud de la cola ca. 74-188 mm; longitud pata ca. 28-50mm; peso ca. 76-230) que se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: pelaje corto; coloración dorsal ocre oscuro, algo más oscuro en la línea media dorsal; vientre de base grisácea, en las puntas ocráceos-anaranjados cubriendo completamente el vientre o concentrándose en la línea media formando unas franja longitudinal; número de mamas = 8; cráneo robusto, rostro moderadamente corto y ancho, región interorbitaria simétrica bicóncava; bordes supraorbitarios con bordes rectos o crestas moderadamente desarrolladas; borde postorbital cubriendo la sutura fronto-escamosal en vista lateral; placa zigomática ancha, con borde anterior libre, con una pequeña espina que casi contacta la cápsula nasolacrimal, formando una escotadura zigomática profunda; borde posterior de la placa zigomática posicionado anterior al alvéolo del M1; fenestra subescamosal parcialmente obstruida por el proceso hamular

del escamoso; paladar estrecho y moderadamente largo, borde anterior de la fosa mesopterigoidea se extiende entre los M3, pero no entre los M3; series molares superiores convergentes anteriormente; cúspides principales de los molares prismáticas y ordenadas alternadamente; M2 y M3 sin mesolofo; M3 de largo menor o igual al M2, con mesolofo ausente o presente; mandíbula alta, proceso coronoides por encima del cóndilo, proyectado posterodorsalmente; y ramas inferior y superior de la cresta masétera unidas en el extremo distal, justo anterior al m1; procíngulo del m1 subelíptico, lateralmente comprimido; m1 con fosétida anteromediana desplazada labialmente y alargada transversalmente; m3 sigmoide.

CARIOTIPO: $2n = 55-56$, $FN = 56$ (Freitas et al., 1976; Gardner y Patton, 1976; Baker et al., 1983).

DISTRIBUCIÓN: *H. nanus* tiene una distribución típicamente amazónica, extendiéndose desde Perú hasta la desembocadura del río Amazonas en Pará, Brasil. Hacia el norte, se extiende a Amapá, llegando a ocupar parte de Surinam (Patton, 2000; Barreto- García-Rangel, 2005; D'Elía et al., 2015).

COMPARACIONES: *H. nanus* se diferencia de las especies del grupo *brasiliensis* por la morfología dentaria, con cúspides principales prismáticas, versus las redondeadas del grupo *brasiliensis*. Morfogeométricamente se distingue de *H. chacarius* y *H. sciureus* por unos cráneos lateralmente más angostos, placas zigomáticas cortas, bullas timpánicas expandidas posteriormente y series molares más cortas. Sin embargo comparte estos rasgos con *H. venezuelae*. Del mismo modo, se distingue de los otros integrantes del grupo *sciureus* por el pelaje corto y cerrado, además del patrón de coloración ventral con pelos con puntas ocráceas cubriendo la mayor parte de vientre.



Figura 37. Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y lateral de la mandíbula del holotipo *H. nanus* (B.M 97.4.1.2).

Holochilus sciureus Wagner, 1842

SINÓNIMOS:

Holochilus sciureus Wagner, 1842: 17; localidad típica “Rio Francisco [= Rio São Francisco] in Brasilien,” considerado ser dentro de Minas Gerais, Brazil (Hershkovitz 1955).

Hesperomys squamipes: Burmeister, 1854: 165; parte (listado de *sciureus*); no *Mus squamipes* Brants.

Mus (Holochilus) brasiliensis: P. Gervais, 1854: 411; parte (referido a “le rat du Brésil”); no *Mus brasiliensis* Desmarest.

Hesperomys (Nectomys) sciureus: Ihering, 1894: 19; combinación de nombres pero asignación incorrecta del *sciureus* Wagner al género *Nectomys*.

Holochilus sciureus sciureus: Barreto y García- Rangel, 2005: 2; combinación de nombres.

MATERIAL TIPO: el holotipo que fuera colectado por J.B. Von Spix consiste en un cráneo completo con su correspondiente mandíbula y la piel disecada del mismo individuo (ZSM 2019/0001) se encuentra depositado en el Zoologische Staatssammlung München, Alemania (Figura 38).

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: es la especie mediana del género del género *Holochilus* (longitud total ca. 209-393 mm; longitud de la cola ca. 93-220 mm; longitud pata ca. 28-50mm; peso ca. 50-295g.) que se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: pelaje largo y suave; coloración dorsal ocre oscuro, más oscuro en la línea media; los flancos algo más claros; vientre base grisácea plomiza, con las puntas variando de blauecinas a ocráceas y anaranjadas, concentrados en la línea media formando una franja longitudinal; la región inguinal, axilar y cuello con parches de pelos completamente blancos; número de mamas = 16 ó 20 (8 ó 10 pares); cráneo robusto, subelíptico en vista dorsal; rostro relativamente ancho y corto; región interorbitaria simétrica bicóncava; bordes supraorbitarios rectos o crestas moderadamente desarrolladas; borde postorbital cubriendo la sutura fronto-escamosal en vista lateral; placa zigomática ancha, con el borde posterior posicionado anteriormente al alvéolo del M1; borde anterior libre, con una pequeña espina que casi contacta la cápsula nasolacrimal, formando una escotadura zigomática profunda; fenestra subescamosal parcialmente obstruida por el proceso hamular del escamoso;

paladar estrecho y moderadamente largo, borde anterior de la fosa mesopterigoidea se extiende entre los M3, no llegando al M3; superficie del paladar con una cresta medial y dos surcos laterales, con número variable de forámenes en el extremo posterior; en el extremo posterior de la cresta medial está provisto de una excrecencia poco desarrollada; mandíbula alta y robusta, proceso coronoides, variando de casi vertical a orientado posteriormente, siempre por encima del proceso condiloideo; cresta masetérica superior e inferior unidas en el extremo distal, anterior al alvéolo del m1, justo por encima del foramen mentoniano; series molares superiores convergentes anteriormente; cúspides principales de los molares prismáticas, ordenadas alternadamente; M1 y M2 sin mesolofo; M3 de largo igual al M2, con mesolofo presente o ausente; m1 con fosétida anteromediana, desplazada labialmente, subcircular o alargada transversalmente; metafléxico se conecta al protofléxico o llega a la línea media del molar; procíngulo del m1 subelíptico, lateralmente comprimido; m3 sigmoide.

CARIOTIPO: Desconocido.

DISTRIBUCIÓN: esta especie se distribuye en el centro (Goiás, Minas Gerais) y nordeste (Alagoas, Bahía, Ceará, Paraíba, Pernambuco) de Brasil, abarcando la diagonal árida conformada por las regiones biogeográficas del Cerrado y Caatinga (Oliveira y Langguth, 2004; D'Elia et al., 2015).

COMPARACIONES: *H. sciureus* se diferencia de las especies del grupo *brasiliensis* por la morfología dentaria, con cúspides principales prismáticas, mientras que en el grupo *brasiliensis* son más redondeadas. Morfogeométricamente, se diferencia de las otras especies dentro del grupo *sciureus* por unos cráneos también anchos, nasales algo más largos, placas zigomáticas más cortas, bullas timpánicas comprimidas y series molares alargadas. Además, también se distinguen de estos por un pelaje más largo y suave, además de una coloración más blanquecida y con manchas de pelos con puntas ocráceas anaranjadas.



Figura 38. Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y lateral de la mandíbula del holotipo *H. sciurus* (ZSM 2019/0001).

Holochilus venezuelae Allen, 1904

SINÓNIMOS:

Holochilus venezuelae: Allen, 1904: 330; localidad típica “El Llagual [= El Yaguel], [Bolívar,] Venezuela.”

Holochilus brasiliensis venezuelae: Hershkovitz, 1955: 670; combinación de nombres.

Holochilus sciureus: Voss y Carleton, 1993: 12; parte (*venezuelae* listado como sinónimo); no *Holochilus sciureus* Wagner.

MATERIAL TIPO: el holotipo consiste en un cráneo, mandíbula y piel (AMNH 16973), de una hembra, colectado por Samuel M. Klages y depositado en el American Museum of Natural History (AMNH), Nueva York, EEUU (Figura 39).

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: una especie mediana del género *Holochilus* (longitud total ca. 255-403 mm, longitud de la cola ca. 90-192 mm; longitud de la pata ca. 32-49mm; peso ca. 61-257g.) que se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: pelaje corto; coloración dorsal ocrácea oscura, algo más oscura en la línea media, por la mezcla de pelos negros y ocre; flancos algo más claros; vientre con la base grisácea y el resto blanquecino, en algunas poblaciones con las puntas ocráceas exhibiendo el vientre completamente ocráceo; número de mamas = 20 (10 pares; un par extra pectoral); cráneo robusto, rostro relativamente corto y ancho; región interorbitaria estrecha, simétrica bicóncava, con bordes supraorbitarios moderadamente desarrollados; borde postorbital moderadamente desarrollado; placa zigomática ancha, con el borde posterior posicionado anterior al alveólo del M1; borde anterior libre, con una pequeña espina que casi contacta la cápsula nasolacrimal, formando una escotadura zigomática profunda; fenestra subescamosa parcialmente obstruida por el proceso hamular del escamoso; paladar estrecho y moderadamente largo; borde anterior de la fosa mesopterigoidea se extiende entre los M3, pero no llega a los M3; series molares convergentes anteriormente; cúspides principales de los molares prismáticas, ordenadas alternadamente; M1 y M2 sin mesolofo; M3 de largo igual al M2, con mesolofo ausente o presente y pequeño; m1 con fosétida anteromediana, desplazada labialmente, subcircular o alargada transversalmente; metafléxico se conecta la protofléxico o llega a la línea media del molar; mandíbula alta y robusta, proceso coronoides variando de casi vertical a orientado posteriormente, siempre por encima del proceso condiloideo; cresta

masetérica superior e inferior unidas en el extremo distal, anterior al alvéolo del m1, justo por encima del foramen mentoniano.

CARIOTIPO: $2n= 44$, $FN= 56$. (Aguilera y Pérez-Zapata, 1989)

DISTRIBUCIÓN: *H. venezuelae* se distribuye en el área de influencia de la cuenca del río Orinoco, los Llanos, al oeste atravesando la Cordillera Central (Fuentes y Poleo, 2005) y se extiende hasta Colombia, en el departamento de Meta (Patton y Gardner, 1976; D'Elía et al., 2015).

COMPARACIONES: *H. venezuelae* se diferencia de los integrantes del grupo *brasiliensis* por la morfología dentaria, caracterizada por cúspides prismáticas, mientras que el grupo *brasiliensis* las cúspides tienen los márgenes redondeados. Morfogeométricamente se diferencia de *H. chacarius* y *H. sciureus* por unos cráneos lateralmente más angostos, placas zigomáticas cortas, bullas timpánicas expandidas posteriormente y series molares más cortas. De *H. nanus* sólo puede diferenciarse por la coloración ventral con pelos de base gris y puntas blancas, característica única dentro del género. En este sentido, también se suman otras evidencias como el cariotipo y los datos moleculares, que soportan la validez específica de *H. venezuelae*.



Figura 39. Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y lateral de la mandíbula del holotipo *H. venezuelae* (AMNH 16973).

Holochilus vulpinus (Brants, 1827)

SINÓNIMOS:

Mus vulpinus Brants, 1827:137; localidad típica “Brasil”; considerado como río Uruguay, sur de Brasil, por Lichtenstein (1830; ver Hershkovitz 1955: 660); restringido a Maldonado, Uruguay por Cabrera (1961), pero Cerqueira (1975) restringió la localidad típica en Brasil, a orillas del río Uruguay, probablemente cerca de la ciudad de Itaqui (Rio Grande do Sul).

Mus Braziliensis Waterhouse, 1839:58; localidad típica “Bahía Blanca,” Buenos Aires, Argentina; no *Mus brasiliensis* Desmarest.

Holochilus brasiliensis: Gray, 1843: 114; parte (listado de *brasiliensis* Waterhouse); no *Mus brasiliensis* Desmarest.

Holochilus vulpinus: Wagner, 1843: 554; primer uso de la actual combinación de nombres.

Hesperomys vulpinus: Burmeister, 1854: 163; combinación de nombres.

Hesperomys [(*Holochilus*)] *vulpinus*: Burmeister, 1879: 210; combinación de nombres.

Holochilus multannus Ameghino, 1889: 117; localidad típica

“río Luján cerca de la estación Olivera en la provincia de Buenos Aires,” Argentina.

Holochilus Darwini Thomas, 1897: 496; reemplazo del nombre *Mus braziliensis* Waterhouse, que estaba preocupado por *Mus brasiliensis* Desmarest.

Holochilus chrysogaster Cabrera, 1912: 102; *nomen nudum*, erróneamente atribuido a Waterhouse.

Holochilus brasiliensis vulpinus: Hershkovitz, 1955: 662; combinación de nombres.

MATERIAL TIPO: El material consiste en fragmentos de un cráneo (producto de la extracción del mismo), mandíbula y una piel bien preservada (ZMB_MAM 1681). El mismo fue colectado por Friedrich Selow y depositado en el Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin, Alemania (Figura 40).

DIAGNOSIS MORFOLÓGICA ENMENDADA: es la especie más grande del género *Holochilus* (longitud total ca. 316-464 mm, longitud de la cola ca. 161-250 mm; longitud de pata ca. 41- 56mm; peso ca. 43-298g.), que se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: pelaje largo y fino; coloración dorsal variable, de ocráceo oscuro a anaranjado, algo más oscuro en la línea media del dorso por la mezcla de pelos negros y ocre; los flancos son más claros, frecuentemente brillantes; vientre con pelos finos y suaves; coloración ventral mayormente blauecina, con base plumiza o

completamente blanca; las poblaciones del sur de Buenos Aires con pelos de puntas ocráceas cubriendo casi todo el vientre, excepto la región inguinal, axilar y cuello, dónde forman parches con los pelos completamente blancos; número de mamas = 16 (8 pares). Cráneo robusto, rostro corto y ancho; arcos zigomáticos convergentes anteriormente; región interorbitaria estrecha, simétrica bicóncava; bordes supraorbitarios rectos o con crestas; borde postorbital sobre el escamoso, cubriendo la sutura fronto-escamosal en vista lateral; placa zigomática ancha, con el borde antero-dorsal libre y provisto de una espina dorsal; escotadura zigomática bien excavada; borde posterior de la placa zigomática posicionado anteriormente al alvéolo del M1; fenestra del subescamosal conspicua, separada del foramen postglenoideo por el proceso hamular del escamoso; forámenes incisivos extendidos posteriormente hasta casi los bordes anteriores de los M1; paladar largo, la fosa mesopterigoidea no se extiende entre los M3; series molares convergentes anteriormente; molares superiores con cúspides principales opuestas, márgenes externos redondeados; M1 y M2 frecuentemente con mesolofo pequeño; M3 frecuentemente mayor a M2, provisto de un mesolofo bien desarrollado. Mandíbula alta y robusta; proceso coronoides casi vertical, proyectado por encima del proceso condiloideo; escotadura sigmoidea oval; proceso angular se extiende posteriormente sobrepasando el proceso coronoides y formando una la escotadura angular profunda; ramas inferior y superior de la cresta masetérica unidas detrás del m1, continuando en un único cordón; procíngulo del m1 subelíptico, con fosétida anteromediana de forma irregular y de posición central; proto e hipocónido subtriangulares y orientados anteriormente; m3 sigmoide.

CARIOTIPO: $2n = 35-39$, $FN = 57-61$ (Riva et al., 1977; Nachman, 1992a).

DISTRIBUCIÓN: *H. vulpinus* se distribuye desde el sur de Brasil, a través de Uruguay, este de Paraguay, nordeste y centro de Argentina, hasta el sur provincia de Buenos Aires (Massoia 1971b, 1976; Formoso et al., 2010; D'Elía et al. 2015). Posiblemente en tiempos históricos alcanzaba el borde norte de Patagonia, al menos hasta el río Negro (Fernández et al. 2011).

COMPARACIONES: *H. vulpinus* se diferencia de *H. brasiliensis* por su tamaño mayor, coloración ventral casi completamente blanquecina, excepto en las poblaciones del sur de Buenos Aires. Además, el M3 es frecuentemente mayor al M2, y con mesolofo bien

desarrollado. Morfogeométricamente están caracterizados por ser la especie con el tamaño de cráneo mayor, nasales más cortos, placa zigomática expandida anteriormente, caja craneana algo más plana y bulla timpánica comprimida lateralmente, mandíbula más alta y escotadura sigmoidea bien excavada. Massoia (1971b, 1976) reconoció a *darwini* como subespecie válida, basado en la coloración ventral y datos morfométricos. No obstante, al menos provisoriamente, en el esquema propuesto se lo mantiene como sinónimo de *H. vulpinus*. Distintas líneas de evidencias soportan a *H. vulpinus* como especie válida.

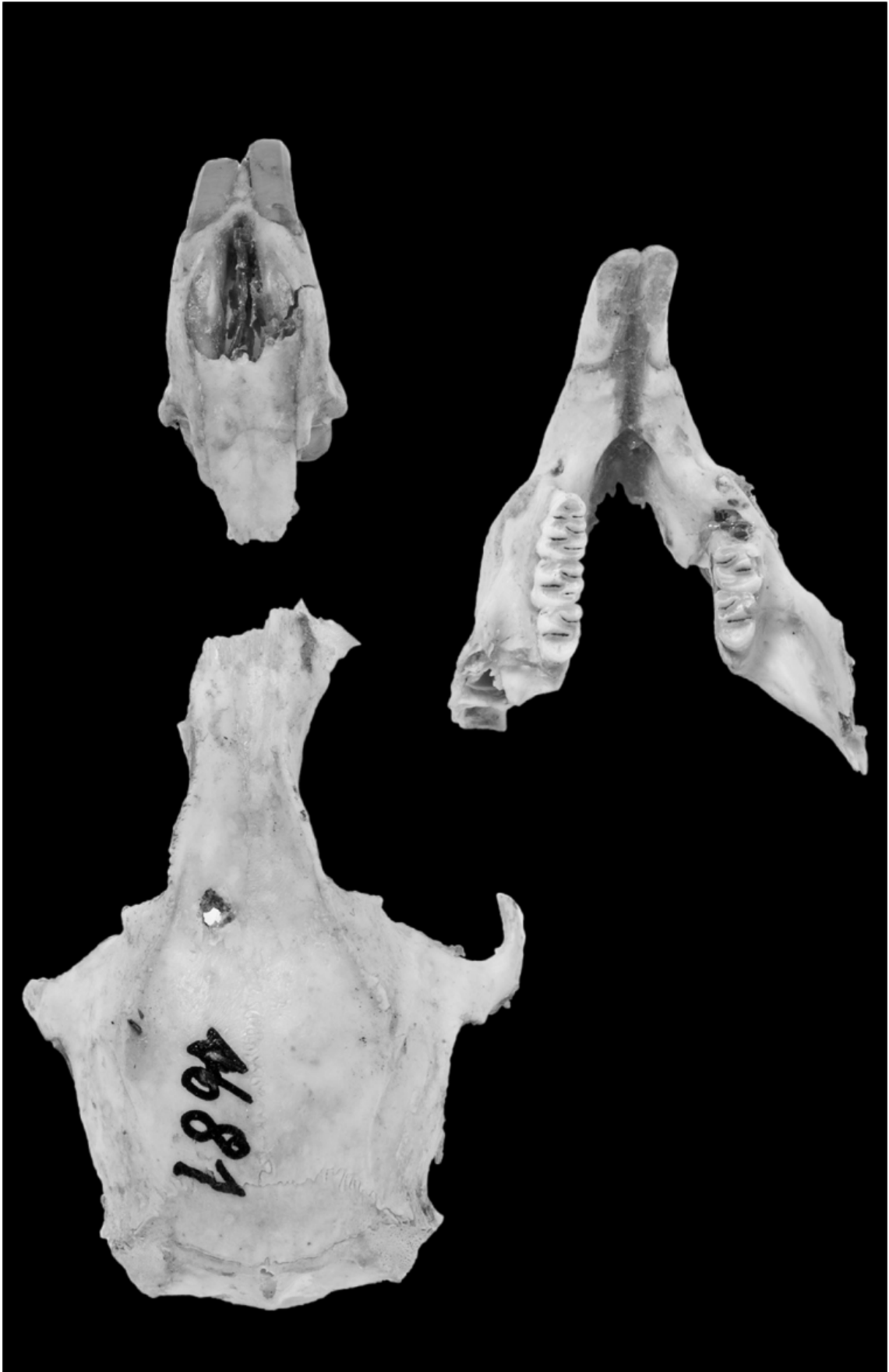


Figura 40. Vista dorsal, lateral y ventral del cráneo y lateral de la mandíbula del holotipo de *H. vulpinus* (ZMB_MAM 1681).

Apéndice 1

Lista de las localidades de las que fueron incluidos cráneos y/o pieles a los análisis de la presente tesis.

Argentina

Buenos Aires

1. Arroyo Zapata sobre Ruta Prov. N° 11, Magdalena, -34,9805 S, -57,7208 O.
2. Canal 6, Delta (también Paraná de las Palmas y Canal 6, Delta; Estación Experimental, INTA, Campana), Campana, -34,1808 S, -58,8519 O.
3. Bahía Sanborombón, canal La Porteña, Castelli, -36,0233 S, -57,4360 O.
4. Carhue, Alfonso Alsina, -37,1766 S, -62,7577 O.
5. González Catán, La Matanza, -34,7694 S, -58,6469 O.
6. Laguna Chasicó, vivero, Villarino, -38,6462 S, -63,0211 O.
7. 5km N Monte Hermoso, sobre arroyo de las cortaderas, Coronel Dorrego, -38,9394 S, -61,3027 O.
8. Estancia San Pedro, (incluye y Estancia las Vivoras) [Coordenadas del Municipio de Castelli], Castelli, -36,0894 S, -57,8038 O.
9. Ruta 188. Km 263, General Pintos, -34,7942 S, -61,8963 O.
10. Pereyra-FGR, Berazategui, -34,8347 S, -58,1141 O.
11. Punta Lara, Ensenada, -34,8094 S, -57,9844 O.
12. Paso del Halchón, Quequén Salado, Tres Arroyo, -38,6034 S, -60,6099 O.
13. Río Rojas (Coordenadas tomadas donde la Ruta Provincial 188 intersecta el río), Rojas, -34,2165 S, -60,7248 O.
14. Luján, Luján, (Sin coordenadas).
15. San Isidro, San Isidro, (Sin coordenadas)
16. Buenos Aires (Sin localidad, sin coordenadas)

Chaco

17. Cancha Larga (Cerca del Puerto Las Palmas), -27,0774 S, -58,7235 O.
18. Estancia La Aurora (también Campo La Aurora), Libertador Gral. San Martín, -26,3861 S, -58,9888 O.
19. Legua 40, La Verde, Gral. Donovan, -27,1261 S, -59,3733 O.
20. Misión Nueva Pompeya, Guemes, -24,9310 S, -61,4822 O.
21. Parque Nacional Chaco, Presidencia de la Plaza, -26,8333 S, -59,6666 O.

- 22. 4km NW Puerto Las Palmas, Bermejo, -27,1172 S, -58,6461 O.
- 23. Ruta 90, 15km NO en unión Ruta 90 y ruta 11. Estancia San Miguel, 1 de mayo, -23,2552 S, -64,2403 O.
- 24. Selvas del Río de Oro, Libertador Gral. San Martín, -26,8 S, -58,9666 O.

Corrientes

- 25. RP 94 y A° Pariopá, Santo Tomé, -28,4484 S, -56,0098 O.
- 26. Cañada de Pirayuí, Capital, -27,4666 S, -58,85 O.
- 27. Chavarría, Iberá, San Roque, -28,9547 S, -58,5727 O.
- 28. Estancia San Antonio, Puesto María Cristina, Santo Tomé, -28,15 S, -56,6166 O.
- 29. Estancia San Nicolás, 22 km al SE de San Miguel, San Miguel, -28,1186 S, -57,4261 O.
- 30. Estancia San Juan Poriahu, San José, -27,7166 S, -57,1938 O.
- 31. Estero Valenzuela (incluye Estero Valenzuela, CAPRINA), -27,5352 S, -58,6361 O.
- 32. Puerto Valle, Ituzaingó, -27,5352 S, -58,6361 O.

Entre Rios

- 33. Colonia Hambis, Colón, -31,9616 S, -58,5752 O.
- 34. Federación, -30,6666 S, -58,3333 O.
- 35. Victoria, -32,6666 S, -60,3333 O.
- 36. 6 KM S (BY ROAD) OF PUERTO IBICUY, -33,7833 S, -59,1666 O.
- 37. Villa Elisa, Paraje “El Descanso” (incluye Villa Elisa. Camping del Arroyo Perucho Verna), Colón, -32,1630 S, -58,4005 O.

Formosa

- 38. Bartolomé de las Casas, Patiño, -25,4075 S, -59,5711 O.
- 39. Reserva Natural El Bagual, Laishi, -26,1825 S, -58,9435 O.
- 40. El Colorad (incluye 17km al W de Cnia. M. Villafañe hacia el Colorado), -26,3080 S, -59,3727 O.
- 41. Estación de Animales Silvestres Guaycolec, Ruta Nacional 11, km 1201, -25,9827 S, -58,1630 O.
- 42. IPAF NEA, Laguna Blanca, -25,2024 S, -58,1206 O.
- 43. Ceibo 13, Nainek[Naick-Neck], Pilcomayo, -25,9827 S, -58,1630 O.
- 44. Puente A° El Bellaco -26,2358 S, -59,1177 O.

45. Km 182, Riacho Pilaga, 10 Mi NW, -25,9832S, -58,1627 O.

46. Río Bermejo, -26,3291 S, -59,1119 O.

Jujuy

47. Calilegua, -23,7736 S, -64,77

48. El Talar, Santa Bárbara, -23,5604 S, -64,3601 O.

49. Finca Las Moras, aprox. 6.5km (por senda madera) al SE de la entrada a la finca, Santa Bárbara, -23,8274 S, -64,5259 O.

50. Finca del Sr. Rivero, aproximadamente 2km al O del Bananal, Ledesma, -23,6431 S, -64,598 O.

51. Planta Caimancito, camino al pozo 40, Ledesma, -23,6431 S, -64,598 O.

52. Villa Carolina, Río Lavallen, San Pedro, -24,2311 S, -64,8661 O.

53. Yuto, Ledesma, -23,6433 S, -64,4719 O.

Mendoza

266. El Nihuil, San Rafael, -35,0666 S, -68,7166 O.

Salta

54. Río Pescado (YPF), Orán, -22,9969 S, -64,3363 O.

55. Tabacal (incluye: Ingenio Tabacal, San Martín de Tabacal, Tabacal, cañaverales (desague), 900-1000m ladera oeste-Barranca de los loros), -23,2552 S, -64,2403 O.

Santa Fe

56. Colonia Mascías, -30,8127 S, -60,0083 O.

57. Berna, -29,2738 S, -59,8475 O.

255. Esperanza, -31,4622 S, -60,9144 O.

Tucumán

58. Sarmiento [Los Sarmientos], -27,4133 S, -65,6916 O.

59. Leales, -27,2 S, -65,0833 O.

60. Simoca, -27,26333 S, -65,3561 O.

61. En cañaverales, Famaillá, -26,9166 S, -65,5 O.

Argentina

62. Localidad Argentina (Sin coordenadas).

Bolivia

Beni

- 63. Rio Itenez, 20km W Larangeira, Bahía de los Casara, -13,217 S, -62,35 O.
- 64. Baures river mouth [desembocadura en rio Itenez-Guaporé], -12,5046 S, -64,2778 O.
- 65. Yacuma Province, Fortaleza, -14,75 S, -64,4 O.
- 66. Mamore River, opp.(Isla) Guayaramerin, -10,7934 S, -65,3616 O.
- 67. Rio Machupo, 15km above Horquilla, -12,5666 S, -64,4166 O.
- 68. Rio Itenez, opp. Costa Marques, -12,4591 S, -64,2190 O.
- 69. opp. Principe de Beira, -12,4326 S, -64,4308 O.
- 70. Itenez, Lago Victoria [Laguna Victoria], -13,9647 S, -63,6144 O.
- 71. Magdalena, -13,2566 S, -64,0541 O.
- 72. Rio Itenez, Pampa de Meio, -12,5 S, -64,3166 O.
- 73. Puerto Almacén, 230m, -14,8833 S, -64,95 O.
- 74. Mamore River, Puerto Caballo, -13,7166 S, -65,35 O.
- 75. Rio Tijamuchi, 240 m, -14,9333 S, -65,15 O.
- 76. San Joaquin (incluye Mamore, San Joaquín), -13,0408 S, -64,6677 O.
- 77. Mamore River, 10km W San Pedro, -14,333 S, -64,8333 O.

Santa Cruz

- 78. 6km by road W of Ascencion, -15,7166 S, -63,15 O.
- 79. 8km SE of Tita, -18,4666 S, -62,1166 O.
- 80. Ayacucho, -17,85 S, -63,3333 O.
- 81. Estancia Cachuela Esperanza, -16,7833 S, -63,2333 O.
- 82. Parque Nacional Kemptff Mercado, El Refugio 3km NE (incluye Prov. Velasco, “El Refugio”, 180m), -14,7430 S, -61,0222 O.
- 83. San Miguel Rincón, -17,3833 S, -63,5333 O.
- 84. Santa Cruz de la Sierra (Sin coordenadas)
- 85. 7km al N Sta. Rosa, Pvcia. Sara, -17,1091 S, -63,595 O.
- 86. Warnes, -17,5161 S, -63,1677 O.

Tarija

- 87. Estancia Bolivar, -21,6333 S, -62,5666 O.

Bolivia

88. Localidad Bolivia (Sin coordenadas).

Brasil

Alagoas

- 89. Limoeiro de Anadía, -9,7266 S, -36,4538 O.
- 90. Manimbu, -10,16666 S, -36,3666 O.
- 91. Faz. Santa Justina, 6km SSL de Matriz de Camaragibe, -9,1516 S, -36,5333 O.
- 92. Engenho Carrapato, Mun. Anadía, -9,6844 S, -36,3041 O.
- 93. Mun. Palmeira dos Indios, -9,4072 S, -36,6247 O.
- 94. Viçosa, -9,3713 S, -36,2380 O.
- 95. Vila Velha do Caciporé, Mun. Oiapoqué, -2,7077 S, -52,1694 O.
- 96. Rio Maruanum, -0,1833 S, -51,2 O.
- 97. Localidad Amapá (Sin coordenadas)

Amazonas

- 98. Lower Solimoes (Coordenadas de la confluencia entre el rio Solimes y Negro), -3,3127 S, -60,6392 O.
- 99. Rio Jurua, Eirunepé (=Joao Pessoa), -6,6602 S, -69,8736 O.
- 100. Rio Jurua, Igarape Grande (incluye Igarape Grande), -6,5833 S, -69,8333 O.
- 101. Rio Amazonas, Itacoatiara, -3,1430 S, -58,4441 O.
- 102. Villa Bella Imperatriz, R. Amazon, S. bank (incluye Villa Bella Imperatriz, Serra do Parintins), -2,6283 S, -56,7358 O.
- 103. Ipixuna, Riu Purus, -5,6236 S, -63,1922 O.
- 104. Rio Madeira, Rosarinho, -5,8752 S, -61,3902 O.
- 105. Sto. Domingo du Uayará, Rio Madeira (incluye Sto. Antonio du Vayra), -4,4 S, -59,583 O.

Bahía

- 106. Barreiras, -12,1527 S, -44,99 O.
- 107. Bom Jesus de Lapa (Ilha do Medo, Bom), -13,255 S, -43,4180 O.
- 108. Caravelas, -17,7125 S, -39,2480 O.
- 109. Juazeiro, -9,4116 S, -40,4986 O.

110. UHE Itaparica [Usina Hidroelectrica Luiz Gonzaga], -9,1436 S, -38,3119 O.

111. Localidad Bahía (Sin coordenadas)

Ceará

112. Crato, -7,2341 S, -39,4094 O.

113. Guaraciaba do Norte, -4,1669 S, -40,7475 O.

114. Ipu, -4,3222 S, -40,7108 O.

115. Itapage, -3,6866 S, -39,5861 O.

116. Pacotí, -4,225 S, -38,9233 O.

117. São Benedito, -4,0486 S, -40,865 O.

118. Aratuba, -4,3773 S, -39,0373 O.

119. Localidad Ceará (Sin coordenadas)

Espirito Santo

182. Localidad Espirito Santo (Sin coordenadas)

Goiás

120. Anapolis, -16,3266 S, -48,9527 O.

121. Ihumas, -16,3577 S, -49,4961 O.

122. Itubiara [Itumbiara], -18,4191 S, -49,2152 O.

123. Localidad Goiás (Sin coordenadas).

Mato Grosso

124. Cocalinho, -14,3972 S, -50,9958 O.

125. Ilha de Taiamã, -10,2666 S, -55,6666 O.

126. Parque Nacional do Pantanal, -17,65 S, -57,4333 O.

127. Faz. Joffie, Trans-pantanal Highway (No localizado).

128. Base de Pesquisa do Pantanal, CENAP/IBAMA, 110km SSW, Poconé, -17,12 S, -56,9463 O.

Mato Grosso do Sul

129. Urucum, Corumbá (incluye Santa Theresa, 7km WSW Urucum), -19,15 S, -57,6333 O.

130. Miranda (incluye Pantanal, 30km NW de Miranda), -20,2405 S, -56,3783 O.

Minas Gerais

- 131. UME Queimado- Buritis, -15,6177 S, -46,4233 O.
- 132. Mocambinho, Municipio de Jaíba, -15,3383 S, -43,6744 O.
- 133. Lagôa Santa, -19,6333 S, -43,8833 O.
- 134. Mun. Morada Nova de Minas-ESEC, Pirapitinga, -18,6044 S, -45,3566 O.
- 135. Pirapora, -17,345 S, -44,9419 O.

Para

- 136. Utinga, Belém (Utinga, vacia du Agua Preta), -1,4558 S, -48,5044 O.
- 137. Caxiricatuba, Rio Tapajos, -2,8333 S, -55,1333 O.
- 138. Marajó (incluye Igarapé Tapereba, Marajo), -49,5 S, -49,5 O.
- 139. Maraba, -5,3594 S, -49,1691 O.
- 140. Municipalidad de Paranauapebas, -6,0924 S, -49,8815 O.
- 141. Serra do Tumucumaque Tiriyos Obidos A 12 km da Guiana Holandeza Tribo de Indios Tirios, 2,3364 S, -55,0080 O.
- 142. Localidad Pará (sin coordenadas).

Paraíba

- 143. Mamanguape(Camaruba), -6,8386 S, -35,1261 O.
- 144. Mogeiro de Baixo, -7,2994 S, -35,4794 O.
- 145. Mun. Natuba, -7,6413 S, -35,55 O.
- 146. Pirauá [Piraguá], -7,5186 S, -35,505 O.
- 147. Municipio S.S. Felix [Salgado de São Felix], -7,3569 S, -35,4405 O.
- 148. Municipio de São José dos Cordeiros, -7,3908 S, -36,8077 O.

Pernambuco

- 149. Agrestina, -8,1191 S, -35,1002 O.
- 150. Angelim, -8,05138 S, -36,1166 O.
- 151. Bom Conselho, -9,1697 S, -36,6797 O.
- 152. Bonito, -8,4702 S, -35,7286 O.
- 153. Caruaru, -8,2833 S, -35,9761 O.
- 154. Correntes, -9,1288 S, -36,3302 O.
- 155. Guaranhuns, -8,8839 S, -36,4646 O.
- 156. Macaparana, -7,5547 S, -35,4530 O.
- 157. Rio Formoso, -8,6686 S, -35,1627 O.

158. Alto Domiro ST M.S. Vicente [São Vicente], -7,4416 S, -37,0930 O.

159. Localidad Pernambuco (Sin coordenadas)

Piauí

160. LT 230Kv, Ribeiro Gonçalves/ Balsa, Ribeiro Gonçalves, -7,5583 S, -45,2422 O.

Rio de Janeiro

161. Atafona, -21,6266 S, -41,016 O.

162. Barra do Marica, Mun. Marica, -22,9161 S, -42,8219 O.

163. Santo Antonio de Padua , -21,5394 S, -42,1802 O.

164. Imbaui, Silva Jardim, -22,65 S, -42,3833 O.

165. REBio Poço das antas, -22,5505 S, -42,2700 O.

Rio Grande do sul

166. Rio Sta. Maria, a los 30°30' lat sur[30km de inicio de rio ibycui, Mun. Rosario do sul], -30,5001 S, -54,7155 O.

167. Itaqui, -29,125278 S, -56,553056 O.

Rondonia

168. Floresta Nacional de Jamari, Santa Barbara, -9,2 S, -62,9166 O.

Sao Paulo

169. Faz. Lageado, Botucatu, -22,8858 S, -48,445 O.

170. Cachoeira, -22,6666 S, -45,0166 O.

171. Campinas, -22,9 S, -47,0833 O.

172. Barra do Rio Juquiá , -24,3208 S, -47,6347 O.

173. Monte Alegre, -22,6666 S, -46,6833 O.

174. Paulinia, -22,7611 S, -47,1541 O.

175. PCH Anhaguera, Guará [Central Hidroelectrica Anhanguera], -20,4931 S, -47,8596 O.

176. Pindamonhangaba, -22,9238 S, -45,4616 O.

177. Faz. Sto. Angelo, Represa de Americana (St. Da Argentinira, desmbocadura da Americana), -22,7166 S, -47,2666 O.

178. São José dos Campos, -23,1794 S, -45,8869 O.

179. Taubaté (incluye Bairro Barranco, Bairro do Remédio), -23,0333 S, -45,55 O.

180. Localidad Sao Paulo (Sin coordenadas)

Brasil

181. Localidad Brasil (Sin localidad).

Colombia

Antioquia

183. Cisneros, 11km S, 30km E (El Nus), 810m, 6,5438 S, -75,0938 O.

Meta

184. Villavicencio, San Juan de Arama, Los Micos, 3,3709 S, -73,8755 O.

185. Villavicencio, 4,1419 S, -73,6263 O.

186. Localidad Colombia (Sin coordenadas).

Ecuador

187. Localidad Ecuador (Sin coordenadas).

Guyana

188. Nonpariel Plantation, East Demerara-West Coast Berbice, 6,7666 S, -58,0166 O.

Paraguay

Alto Paraguay

189. Bahía Negra, Est. Doña Julia, aprox. 4m R. Paraguay, 200 m casa, -20,183 S, -58,157 O.

190. Estancia Gral Díaz 100 Km O de Fuerte Olimpo, -21,0255 S, -58,821 O.

191. Estancia Santa Teresa, -21,0667 S, -59,0832 O.

192. Estancia Tres Marias, -21,25 S, -59,5666 O.

193. Fuerte Olimpo, -21,0338 S, -57,8827 O.

194. Estancia Laguna Placenta, -21,1333 S, -59,4 O.

195. Parque Nacional Defensores del Chaco, -20,1522 S, -60,3158 O.

196. Puerto Carmelo Peralta, Comunidad Ayoreo, -21,6769 S, -57,9141 O.

Boquerón

197. Localidad Boquerón (Sin coordenadas).

198. Cañada Elisa, 2.9 Km N, 7 Km W, Mcal. Estigarribia, -22,0166 S, -60,4781 O.

199. Filadelfia, 37km W, Estancia Toledo, -22,3333 S, -60,35 O.

200. Loma Plata, -22,36667 S, -59,8667 O.

201. 5,5km al NO de Loma Plata, por camino a Filadelfia, -22,3480 S, -59,8675 O.

Caaguazu

202. 24km N Carayao, Estancia San Ignacio, -25,025 S, -57,3169 O.

203. Coronel Oviedo, 14 km O de Cnel. Oviedo, sobre Ruta N° 2, -25,4444 S, -57,3169 O.

Central

204. 17Km E (by road) Luque, -25,2669 S, -57,3169 O.

Concepción

205. Estancia Santa Clara, -23,21666 S, -57,5333 O.

Cordillera

206. Estancia Ype Kua, -25,025 S, -57,3169 O.

207. Compania Minas - Cue - Emboscada, Property of Fam. Filipinni, -25,1221 S, -57,3500 O.

Itapúa

208. Estancia San Isidro, 5.56 Km NW of houses, -26,5166 S, -55,8666 O.

209. Isla Talavera, -27,5333 S, -56,4333 O.

Misiones

210. Margin of Rio Tebicuary, 1.9 Km upstream (E) Hotel Centu Cue, -26,4116 S, -57,0444 O.

211. Estancia Yacaré, -26,4008 S, -57,0390 O.

212. Estancia San José, 5km E of Hause, -27,1791 S, -58,4190 O.

Paraguari

213. Margin of Rio Tebicuary, 1.2 Km upstream (E) Hotel Centu Cue (opposite margin), -26,4100 O, -57,0359 S,

214. Lago Ypoa, -25,9566 S, -57,445 O.

Presidente Hayes

215. 24Km NW Villa Hayes, -24,9213 S, -57,7172 O.

216. Estancia La Victoria, -23,6666 S, -58,5833 O.
217. Estancia Loma Pora, -23,55 S, -59,5666 O.
218. Estancia Samaklay, -23,45 S, -59,85 O.
219. Trans-chaco hwy, km 412, Experimental Fa, -22,6725 S, -59,7524 O.
220. Rio Pilcomayo, 15 mi W R Paraguay, -25,35 S, -57,7333 O.
221. West bank of rio Paraguay, 4 Km NW of Puerto Fonciere, -22,4166 S, -57,8666 O.

222. Localidad Paraguay (sin coordenadas).

Perú

Coronel Portillo

223. Yarinacocha, -8,24833 S, -74,6566 O.

Cuzco

224. Santa Ana, -12,0355 S, -72,0333 O.

Huanuco

225. Monte Alegre, Pachitea, -9,9525 S, -75,8138 O.

Loreto

226. Rio Amazonas, Orosa, -3,4333 S, -72,1333 O.
227. Pucallpa, -3,4636 S, -72,9225 O.
228. Rio Amazonas, Panduro [Rosa Panduro], -1,7891 S, -73,4111 O.
229. Rio Ucayali, Sarayacu, -6,79 S, -75,1141 O.
230. Rio Amazonas, boca Rio Peruate, -3,8 S, -71,2833 O.

Manu

231. Localidad Provincia de Manu, -12,25 S, -71 O.

San Martín

232. Moyobamba, area de conservación municipal Mishquiyacu Rumiaco-Almendra, Orquidiario Waqanki, -6,0341 S, -76,9716 O.

Ucayali

233. Alto Ucayali, Lagarto, -10,5852 S, -73,8827 O.

234. Localidad Perú (Sin coordenadas).

Surinam

235. Paramaribo, 5,8521 S, -55,2035 O.

236. Marienburg, Commewijne (incluye Plantation Wederzorg, Surinam River, Plantation Deperpot), 5,8432 S, -55,0516 O.

Uruguay

237. Arroyo Carrasco, Canelones, -34,8308 S, -56,0537 O.
238. Santa Elena, Arroyo Perdido, Soriano, -33,3758 S, -57,3619 O.
239. Bañado Tropa Vieja, Atlántida, Canelones, -34,7919 S, -55,8688 O.
240. Est. La Llave, Caracoles, Rio Negro, -33,2666 S, -58,35 O.
241. 3km E. Cardona, Soriano, -33,8702 S, -57,3694 O.
242. Ruta 9, 241, Rocha, -34,1994 S, -53,8596 O.
243. Los Mirasoles, Cerro Colorado, Flores, -33,7261 S, -56,7987 O.
244. Escuela Concordia [Esc. Agraria La Concordia], Soriano, -33,6166 S, -58,15 O.
245. Rio Negro, Isla Barrientos, Soriano, -33,2844 S, -58,1205 O.
246. Est. Del Medio, La Paloma, Durazno,
247. RF Laguna de Castillos, Rocha, RF Laguna de Castillos, -34,3188 S, -53,9252 O.
248. Laguna del Sauce, Maldonado, -34,8264 S, -55,0604 O.
249. Martín Chico, Colonia, -34,1612 S, -58,2076 O.
250. Rincón del Colorado, Canelones, -34,6850 S, -56,3245 O.
251. Delta El Tigre, Santa Lucia, San José, -34,8 S, -56,3666 O.
252. Arrocería San Pedro, San Gregorio, Artigas, -30,5091 S, -57,8675 O.
253. 12km W.S.W Zapicán, Lavalleja, -33,5238 S, -54,9448 O.
254. ca. 16km NNW San Jorge, Rio Negro, Isla Sanchez Chica, Tacuarembó, -32,86667 S, -55,91667 O.

Venezuela

Apure

255. Nulita, 29km SSW Santo Domingo, Selvas de San Camilo, 7,2775 N, -71,9190 O.

Bolívar

256. Hato San José, 20 km W La Paragua (incluye 146km S, and 7km E of ciudad de Bolívar (Hato San José)), 6,8342 N, -63,3364 O.

Carabobo

257. Montalbán, 2km SE Montalbán, Potrerito, 10,2 N, -68,3333 O.

Guarico

258. Calabozo, M. Abouchacra Farm, Lot 131 (incluye Calabozo, Marcial Leonard Farm, Lot 37), 8,9186 N, -67,4291 O.

Monagas

259. Hato Mata de Bejuco, 55km SSE Maturin, 9,7440 N, -63,1762 O.

Portuguesa

260. "La Hoyada", near Guaranito (incluye "La Arenosa" near Guanarito; Los Mamones, Finca Santa Rita (Rufoni Brothers); El Cruce, La Eperanza Farm (Perez Brothers)), 8,697 N, -69,2077 O.

Sucre

261. Finca Vuelta Larga, 9,7km, por carretera, al SE Guaraunos, 10,5545 N, -63,1225 O.

Trujillo

262. Valera, 30km NW Valera, Nr. El Dividive, 9,3201 N, -70,6035 O.

Yaracuy

263. Urama, 10km NW Urama, El Central, 10,4565 N, -68,3252 O.

Zulita

264. Mision Los Angeles del Tukuko, 10,0577 N, -72,5519 O.

Apéndice 2

Detalles de las secuencias por cada ejemplar incluido en los análisis filogenéticos de la presente tesis. Los números de acceso estan indicados para las secuencias bajadas del GenBank. * secuencias generadas en la presente tesis, aún sin número de acceso al GenBank

Especie	Número de ejemplar	Cytb	Rbp3
<i>H. brasiliensis</i>	ROM77592	KP970182	
<i>H. chacarius</i>	CNP 1890	KP970162	
<i>H. chacarius</i>	CNP 1895	KP970164	
<i>H. chacarius</i>	CNP 3937	KP970166	
<i>H. chacarius</i>	CNP 3941	KP970167	
<i>H. chacarius</i>	CNP 3942	KP970163	
<i>H. chacarius</i>	CNP 3946	KP970158	
<i>H. chacarius</i>	CNP 3947	KP970152	
<i>H. chacarius</i>	CNP 3953	KP970161	
<i>H. chacarius</i>	JPJ 1977	KP970157	KP970214
<i>H. chacarius</i>	MVZ198012	KP970165	KP970216
<i>H. chacarius</i>	TK129670	KP970181	
<i>H. chacarius</i>	TK61045	KP970172	
<i>H. chacarius</i>	TK61096	KP970173	
<i>H. chacarius</i>	TK61102	KP970170	
<i>H. chacarius</i>	TK61107	KP970168	
<i>H. chacarius</i>	TK61649	KP970179	
<i>H. chacarius</i>	TK61650	KP970174	
<i>H. chacarius</i>	TK61941	DQ227455	EU649048
<i>H. chacarius</i>	TK62277	KP970175	
<i>H. chacarius</i>	TK62280	KP970171	
<i>H. chacarius</i>	TK64350	KP970176	
<i>H. chacarius</i>	TK64396	KP970177	
<i>H. chacarius</i>	TK64412	KP970178	
<i>H. chacarius</i>	TK64425	KP970153	
<i>H. chacarius</i>	TK67332	KP970180	
<i>H. chacarius</i>	UFES-CTA1539	JQ966231	JQ966798
<i>H. chacarius</i>	UFMG2999	JQ966237	JQ966800
<i>H. chacarius</i>	UFMG3000	JQ966238	JQ966801
<i>H. chacarius</i>	UMMZ166502	KP970156	
<i>H. chacarius</i>	UMMZ166519	KP970169	
<i>H. chacarius</i>	UMMZ166525	KP970155	

<i>H. chacarius</i>	UMMZ166526	KP970154	KP970217
<i>H. chacarius</i>	UMMZ175065	KP970160	
<i>H. chacarius</i>	UMMZ175067	KP970159	
<i>H. nanus</i>	MVZ190357	KP970151	
<i>H. nanus</i>	MVZ193733	AF108697	KC953382
<i>H. nanus</i>	MVZ193734	KP970150	
<i>H. nanus</i>	MVZ193736	KP970149	
<i>H. nanus</i>	NK102248	EU579497	EU649049
<i>H. nanus</i>	TK10175	KP970146	
<i>H. nanus</i>	TK17512	KP970145	KP970218
<i>H. nanus</i>	TK17917	KP970147	
<i>H. nanus</i>	TK21608	KP970144	
<i>H. nanus</i>	TK53507	KP970143	
<i>H. nanus</i>	TK53509	EU074631	EU273418
<i>H. nanus</i>	TTU76303	KP970148	
<i>H. nanus</i>	UMMZ166480	AY041192	
<i>H. sciureus</i> (=H.sp. 1)	UFES-MAM1304		JQ966806
<i>H. sciureus</i> (=H.sp. 1)	UFES-MAM1306	JQ966244	
<i>H. sciureus</i> (=H.sp. 1)	UFES-MAM1307	JQ966245	JQ966807
<i>H. venezuelae</i> (=H.sp. 2)	ROM90531	KP970183	
<i>H. vulpinus</i>	BAL00-05-15	KP970134	KP970221
<i>H. vulpinus</i>	CNP 3965	KP970137	KP970219
<i>H. vulpinus</i>	MNHN5292	KP970132	
<i>H. vulpinus</i>	MNHN5293	KP970130	
<i>H. vulpinus</i>	MNHN6213	KP970131	KP970220
<i>H. vulpinus</i>	GD071	EU579496	AY163586
<i>H. vulpinus</i>	GD081	EU579495	AY163585
<i>H. vulpinus</i>	MCNU1943	JQ966239	
<i>H. vulpinus</i>	MCNU1946	JQ966240	JQ966803
<i>H. vulpinus</i>	PPA589	KP970133	
<i>H. vulpinus</i>	TK66107	KP970135	
<i>H. vulpinus</i>	UMMZ166477	KP970140	KP970215
<i>H. vulpinus</i>	UMMZ166478	KP970138	
<i>H. vulpinus</i>	UMMZ166524	KP970141	
<i>H. vulpinus</i>	UMMZ166532	KP970142	
<i>H. vulpinus</i>	UMMZ166533	KP970139	
<i>H. vulpinus</i>	UMMZ175090	KP970136	
<i>H. vulpinus</i>	JT11*		

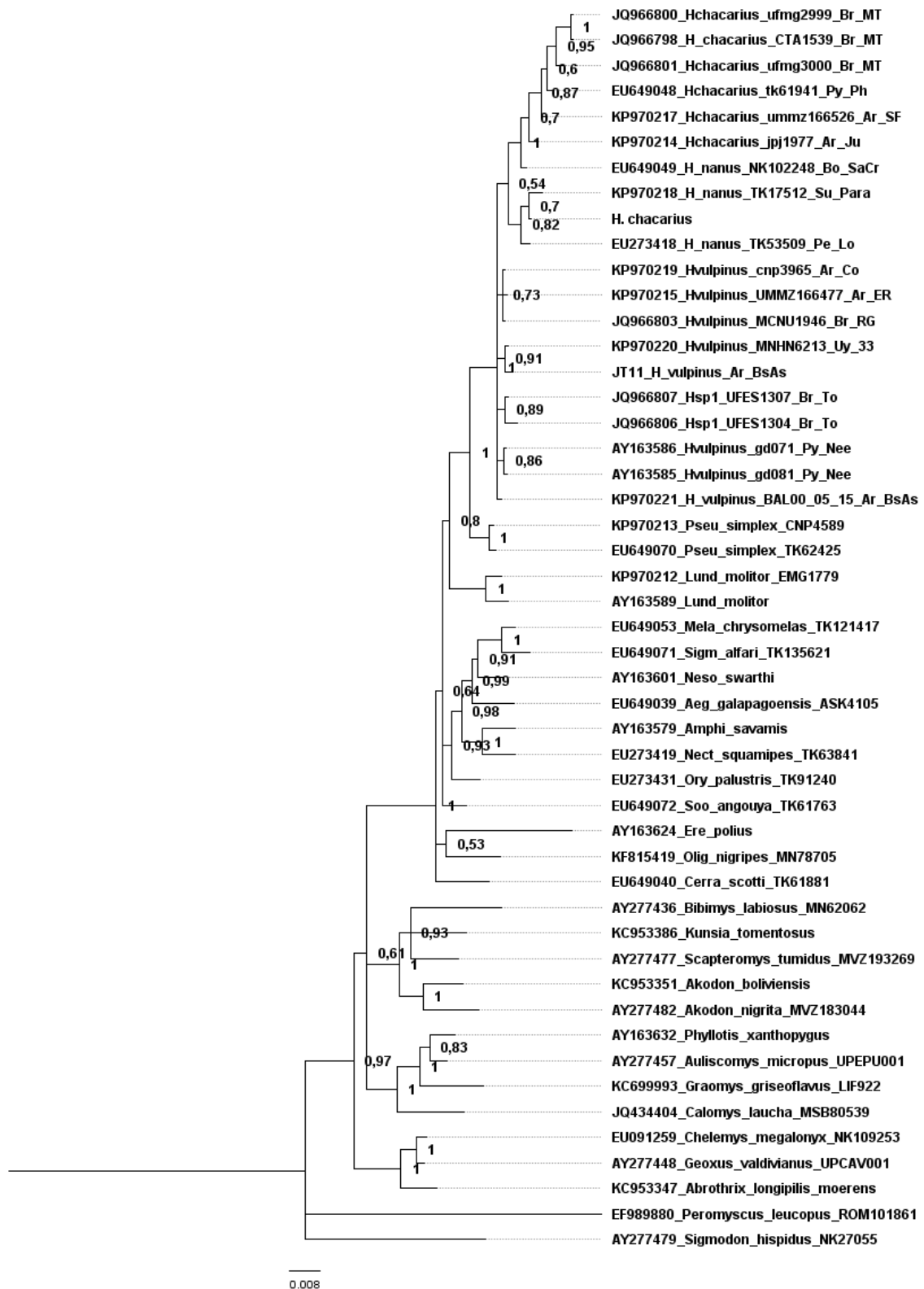
Grupos externos			
<i>Aegiolomys galapagoensis</i>	ASK4105	EU579478	EU649039
<i>Amphinectomys savamis</i>	MV97005	EU579480	AY163579
<i>Cerradomys scotti</i>	TK61881	EU579482	EU649040
<i>Ereoryzomys polius</i>	FMNH129243	EU579483	AY163624
<i>Lundomys molitor</i>	EMG1779	KP970125	KP970212
<i>Lundomys molitor</i>	MNHN4292	KP970126	AY163589
<i>Melanomys chrysomelas</i>	TK121417	EU340017	EU649053
<i>Nectomys squamipes</i>	TK63841	EU074634	EU273419
<i>Nesoryzomys swarthi</i>	ASNHC10003	EU340014	AY163601
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	MN78705/ MN62113#	KF815443	KF815419
<i>Oligoryzomys flavescens</i>			AY163609
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	GU126528		
<i>Oligoryzomys fornesi</i>	MN:71255	KF815438	
<i>Oligoryzomys fornesi</i>			AY163610
<i>Oligoryzomys microtis</i>	MVZ193858	EU258549	EU649066
<i>Oryzomys palustris</i>	TK91240	KP970129	EU273431
<i>Pseudoryzomys simplex</i>	CNP 4589	KP970127	KP970213
<i>Pseudoryzomys simplex</i>	TK62425	EU579516	EU649070
<i>Sigmodontomys alfari</i>	TK135621	EU340016	EU649071
<i>Sooretamys angouya</i>	TK61763	KP970128	EU649072
Phyllotini			
<i>Graomys griseoflavus</i>	LIF 922	KC699970	KC699993
<i>Phyllotis xanthophigus</i>	MFS1324	U86833	
<i>Phyllotis xanthophigus</i>			AY163632
<i>Calomys laucha</i>		AY033190	
<i>Calomys laucha</i>	MSB:80539		JQ434404
<i>Loxodontomys</i>		AY275122	

<i>micropus</i>			
<i>Loxodontomys micropus</i>	UP EPU001		
<i>Abrothrix hirta</i>		U03530	
<i>Abrothrix hirta</i>			KC953347
<i>Chelemys megalonyx</i>		DQ309559	
<i>Chelemys megalonyx</i>	NK109253		EU091259
<i>Geoxus valdivianus</i>		AY275116	
<i>Geoxus valdivianus</i>	UP CAV001		AY277448
<i>Akodon boliviensis</i>		M35691	
<i>Akodon boliviensis</i>			KC953351
<i>Thaptomys nigrata</i>		AF108666	
<i>Thaptomys nigrata</i>	MVZ 183044		AY277482
<i>Bibimys labiosus</i>	MN 62062	DQ444329	AY277436
<i>Kunsia tormentosus</i>	LHE 1620	AY275121	
<i>Kunsia tormentosus</i>			KC953386
<i>Scapteromys tumidus</i>		AY275133	
<i>Scapteromys tumidus</i>	MVZ 193269		AY277477
<i>Sigmodon hispidus</i>	TK90616	AF425227	
<i>Sigmodon hispidus</i>	NK 27055		AY277479
<i>Peromyscus leucopus</i>	ROM101861	EF989979	EF989880

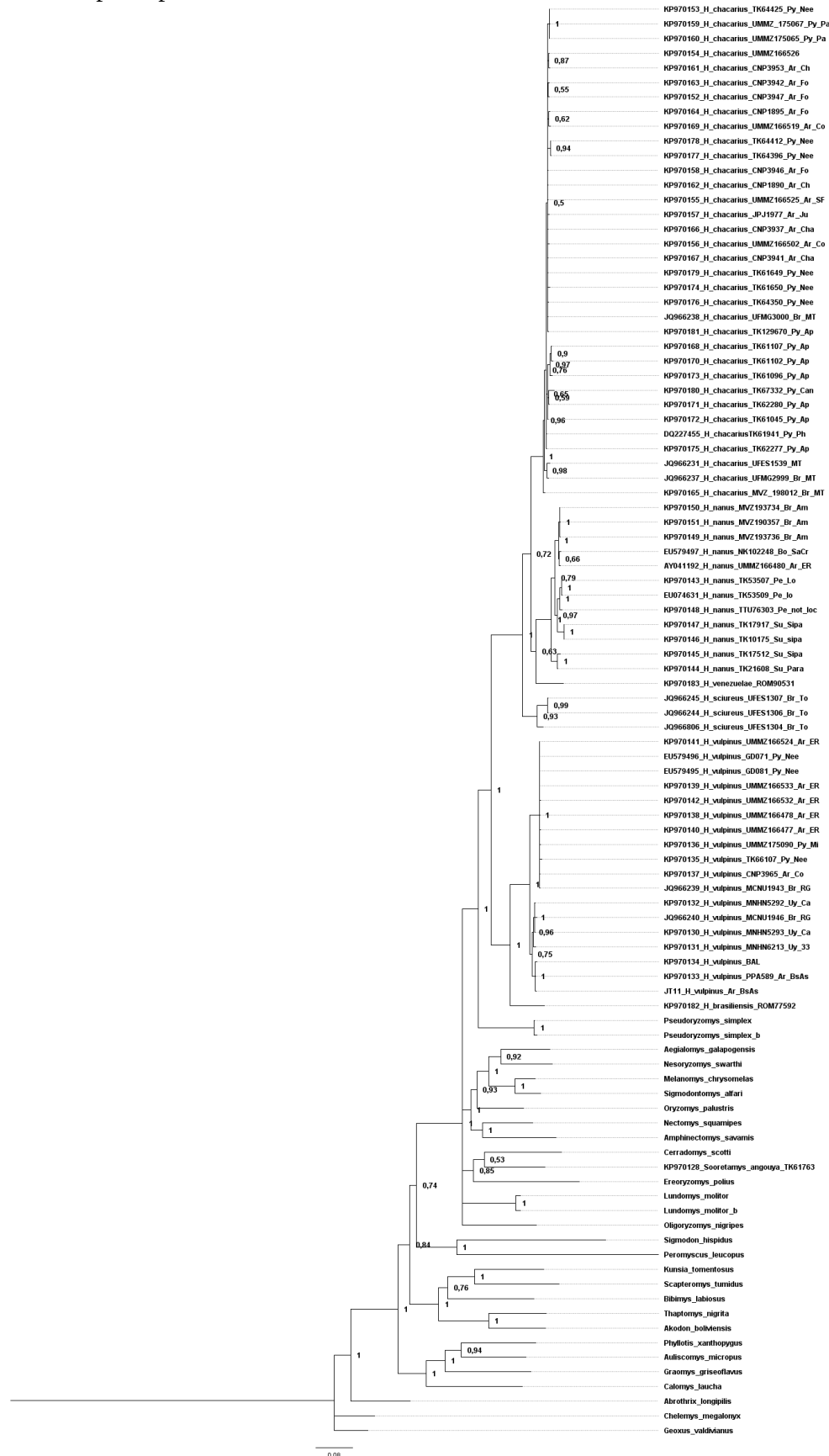
A. Arbol filogenético de *Holochilus* a partir de 68 secuencias de citocromo b. Las cifras corresponden a la probabilidad posterior (PP) como medidas de soporte para los nodos.



B. Arbol filogenético de *Holochilus* a partir 20 secuencias de IRBP. Las cifras corresponden a la probabilidad posterior (PP) como medidas de soporte para los nodos



C. Arbol filogenético combinado a partir del análisis combinado de las secuencias de citocromo b e IRBP. Las cifras corresponden a la probabilidad posterior (PP) como medidas de soporte para los nodos



Capítulo 3. Adaptaciones a la vida semiacuática

3.1. Introducción

Ya C. Darwin (citado en Waterhouse, 1839), en su paso por Bahía Blanca (Buenos Aires), había descrito el hábitat y comportamiento de *Mus Braziliensis* Waterhouse (de acuerdo a esta tesis, *Holochilus vulpinus*) y lo comparó en sus hábitos semiacuáticos con la rata anfibia de Inglaterra, *Arvicola amphibius* (Linnaeus, 1758). Posteriormente, Hershkovitz (1955) caracterizó *Holochilus* como un género especializado para la vida palustre y semiacuática, destacando sus patas grandes y robustas y la presencia de membranas interdigitales como una adaptación a la vida vinculada al agua. Sierra de Soriano (1965, 1969) extendió y detalló descripciones del rinario, manos, pies y cola de *Holochilus* y el orizomino *Lundomys molitor*, considerando a esta última, a la sazón otra forma de *Holochilus* (*H. magnus*), más especializada que la primera. Massoia (1976) efectuó algunas menciones sobre el comportamiento locomotor de *Holochilus*, sobre la base de animales mantenidos en cautiverio pero también del estudio de sus costumbres a campo.

El entendimiento de la asociación entre estructura y función en un contexto evolutivo ha sido una de las incógnitas de la que se ha ocupado la biología desde distintas ramas (Oxnard, 1991). Actualmente, al menos en el caso de los roedores, la problemática del análisis morfológico ha sido abordada principalmente desde dos enfoques: morfología funcional y ecomorfología. En el primero, se infiere las posibles funciones de las estructuras, basándose en la forma y propiedades físicas y químicas que surgen de su forma y diseño (Bock y Wahlert, 1965; Bock, 1994). El segundo enfoque, estudia la correlación entre la variación de los organismos (generalmente medidas lineales o landmarks) y aspectos ecológicos (e.g., dieta, modo de locomoción) (Bock, 1994).

En el caso de los roedores sigmodontinos, en los últimos años se han venido realizando una serie de trabajos en los que se han abordado la locomoción y su relación con las estructuras, principalmente desde un enfoque ecomorfológico (Coutinho et al., 2013; Carrizo et al. 2014a, 2014b); varios han sido planteados en un contexto filogenético (Carrizo et al. 2014a, 2014b; Coutinho y Oliveira, 2017). Algunas de estas contribuciones han evaluado ejemplares de *H. chacarius* y *H. vulpinus* (referidos como *H. brasiliensis* [Carrizo et al., 2014a, 2014b]), en los cuáles fueron detectados rasgos

internos (e.g., óseos, musculotendinosos) y externos (e.g., morfología de garras) asociados a la preferencia al sustrato semiacuático, aunque al parecer no en forma excluyente (Carrizo et al. 2014a, 2014b; Tulli et al., 2016; Coutinho y Oliveira, 2017). Los trabajos con el enfoque de la morfología funcional abordaron por lo general a roedores caviomorfos, tanto actuales (García-Esponda y Candela, 2010, 2015) como extintos (Candela y Picasso, 2008).

En el caso particular de *Holochilus*, como se ha mencionado, las especializaciones externas para el sustrato semiacuático están relativamente bien documentadas. Sin embargo, aún no se han descripto las estructuras músculo-esqueletarias que acompañan a estas adaptaciones externas, como así tampoco se ha analizado el comportamiento locomotor durante la natación. *H. vulpinus* se posiciona como un animal apropiado para la evaluación del comportamiento durante la locomoción acuática, así como para la descripción e interpretación de las estructuras músculo-esqueletarias, desde un enfoque morfo-funcional. De su estudio y confrontación con lo que se conoce para otros pequeños mamíferos semiacuáticos, se puede llegar a aportar a la comprensión de los mecanismos evolutivos y adaptativos que median en las radiaciones hacia la vida ligada al agua.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Comportamiento y desempeño locomotor durante la natación

Fueron utilizados cinco individuos (tres hembras y un macho adultos y un macho subadulto) de *Holochilus vulpinus*. Se consideraron adultos a los animales con un pelaje cubierto mayormente por pelos de guarda y subadultos los de tamaño menor y caracterizados por un pelaje compuesto por pelos de guarda con otros afelpados (Musser et al., 1998; Voss, 1991). Estos roedores fueron capturados con trampas de captura viva en el arroyo Las Mostazas (38°56'S; 61°18'O), c. 5 km al norte de la ciudad de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires, Argentina, en el mes de mayo de 2014, bajo el permiso de colecta científica 22500-23739/13 otorgado por la Dirección de Fauna y Flora de la provincia de Buenos Aires. La captura, el transporte y el mantenimiento en cautiverio de estos individuos se realizaron siguiendo los lineamientos de la American Society of Mammalogists (Sikes et al., 2016). El protocolo para el estudio del comportamiento natatorio siguió la metodología aplicada por Santori et al. (2008, 2014) para orizominos semiacuáticos y terrestres. Las sesiones de natación se realizaron en un acuario confeccionado ad-hoc, de dimensiones 132 x 40 x 20 cm, dentro de las

instalaciones del Acuario Experimental del Centro Nacional Patagónico (CONICET, Puerto Madryn, Chubut). En la pared posterior del acuario se colocó una grilla de 50 x 20 cm dividida en cuadros de 1 x 1 cm, como referencia para medir las variables del desplazamiento acuático. La temperatura del agua se mantuvo controlada entre 20-25°C.

La filmación en vista lateral se realizó con una cámara digital Canon 1D Mark IV a una velocidad de 60 cuadros por segundo. El área de visión de la cámara durante la filmación abarcó los 50 cm de la grilla, dejando las secciones anterior y posterior para que los animales adquieran velocidad. Durante la misma sesión de filmación, se coloraron otras dos cámaras, una con la vista dorsal del animal y la otra sumergida en el fondo del acuario direccionada hacia arriba, con una perspectiva ventral. Estas tomas permitieron obtener un mayor detalle de la posición y los movimientos durante la natación. En estas sesiones se utilizó luz natural, ya que las paredes de la habitación estaban construidas de un material semitransparente, que permitía una buena iluminación.

Para el análisis del desempeño locomotor durante la natación se seleccionaron las secuencias en las que los animales atravesaron el acuario en línea recta, con una trayectoria paralela a las paredes. De estas secuencias se evaluaron 2 ciclos por individuo. Cada ciclo locomotor fue dividido en una fase de impulso y otra de recuperación. La fase de impulso inicia cuando el animal posiciona el miembro en la posición más anterior y termina cuando lo lleva a la posición más posterior; la fase de recuperación se corresponde con aquella en la que el miembro regresa a su posición inicial (Fish, 1993). A partir de estas secuencias se cuantificaron las siguientes variables de desplazamiento (Fish, 1984; Fish, 1993b; Santori et al., 2005, 2008):

longitud de zancada (cm) — desplazamiento horizontal durante un ciclo locomotor;

duración de la zancada (s) —duración en segundos de un ciclo locomotor;

velocidad (cm s⁻¹) — desplazamiento horizontal durante un ciclo por segundo :

y

frecuencia de zancada (Hz) —número de ciclos locomotores por unidad de tiempo.

Debido a las diferencias de tamaños de los individuos (Tabla 1), se calculó también la velocidad relativa, dividiendo la longitud de zancada por el largo del cuerpo y la duración del ciclo locomotor (Rocha-Barbosa et al. 2005; Santori et al. 2008).

Por otro lado, a partir de un análisis cuadro por cuadro de las filmaciones, se describió la posición del tronco en relación a la superficie del agua, así como también los movimientos de la cabeza, cola, miembros anteriores y posteriores durante la natación y el buceo. Para estimar la velocidad, se utilizó el programa de distribución gratuita Tracker Video Analysis and Modeling Tool. Version 4.92 (Brown, 2009).

Tabla 1. Información biométrica de los ejemplares empleados en el experimento de locomoción.

Ejemplares	Sexo	Longitud total	Longitud cola	Peso
CNP5269	hembra	414	188	298
CNP5314	macho	384	181	253
CNP5321	hembra	383	184	240
CNP5349	macho	367	178	203
CNP6263	hembra	354	173	195

3.2.2. Osteología e índices biomecánicos

La evaluación de las especializaciones osteológicas se realizó desde dos enfoques: uno cualitativo, desde el cual se describió la morfología del hueso innominado, fémur y tibia-fíbula, y otro cuantitativo, sobre la base de medidas e índices.

Para el enfoque cualitativo se puso énfasis en las protuberancias y áreas de orígenes e inserciones musculares. La nomenclatura de las estructuras óseas fue adoptada principalmente de la literatura sobre anatomía de roedores (Howell, 1926; Greene, 1935; Carleton y Olson, 1999; Candela y Picasso, 2008; Carrizo et al., 2014b), pero también se consultaron trabajos anatómicos sobre marsupiales y primates (e.g., Argot, 2002; Sargis, 2002; Salton y Sargis, 2009).

La aproximación cuantitativa se realizó tomando una serie de 13 medidas con un calibre digital de 0.01 mm de precisión. Estas mediciones incluyeron longitud y diámetro del fémur y tibia-fíbula, así como longitudes entre varios sitios de inserciones musculares y los extremos de los huesos (Figura 1; Tabla 2). No fueron tomadas las medidas del hueso innominado debido a que esta estructura se encuentra influenciada por el dimorfismo sexual (Garnerd, 1936; Dunmire, 1955). A partir de estas medidas se calcularon nueve índices biomecánicos (Tabla 3). Los índices representan atributos de los huesos como grado desarrollo y ventaja mecánica. Los índices fueron adoptados de Anemone (1993), Elissamburu y Vizcaíno (2004) y Samuels y Valkenburgh (2008). Los ejemplares estudiados están depositados en las colecciones del American Museum of Natural History (AMNH), New York, EEUU y la Colección de

Mamíferos del Centro Nacional Patagónico (CNP), Puerto Madryn, Chubut, Argentina. Las especies de *Holochilus* incluidas fueron *H. vulpinus* y *H. chacarius*. Para comparar los rasgos del género en estudio fueron utilizados ejemplares de los orizominos *Euryoryzomys russatus*, *Lundomys molitor*, *Nectomys squamipes*, *Oryzomys palustris*, *Sooretamys angouya*, los akodontinos *Akodon montensis* y *Scapteromys aquaticus*, el filotino *Graomys griseoflavus* y los ictiominos *Anotomys leander*, *Ichthyomys* (*I. hydrobates*, *I. tweedii*), *Neusticomys monticolus* y *Rheomys* (*R. raptor*, *R. thomasi*, *R. underwoodi*). Para la selección del material comparativo, se tuvo en cuenta tanto el modo de locomoción como la posición filogenética de estos taxones respecto a *H. vulpinus*.

Tanto para las medidas lineales como para los índices biomecánicos se elaboraron tablas con algunos estadísticos descriptivos (media \pm desviación estándar). A la vez, se realizaron Análisis de Componentes Principales (ACP) con las medidas lineales, para estimar qué descriptores eran los que explicaban mejor la variación y así explorar los patrones de agrupamientos, primariamente con las medidas originales (sin transformarlas) y luego corrigiendo el efecto del tamaño. El ACP fue realizado con las medidas transformadas previamente a logaritmos decimales. Los índices biomecánicos fueron visualizados en gráficos box-plot, de manera descriptiva como indicadores funcionales de los movimientos realizados por los animales. Tanto los gráficos, como los análisis multivariados, fueron llevados a cabo con el programa gratuito Past Versión 3.17 (Hammer, 2001).

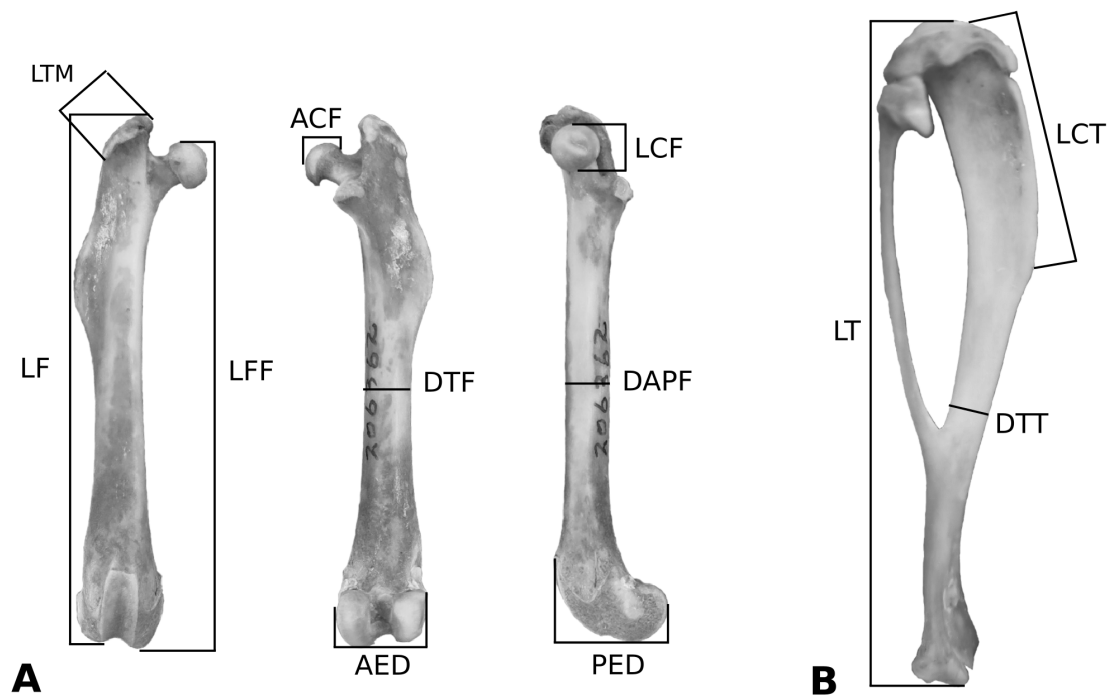


Figura 1. Medidas lineales de los huesos largos. A. Fémur; B. Tibia-fíbula

Tabla 2. Medidas lineales

Longitud funcional del fémur (LFF): distancia entre el borde proximal de la cabeza del fémur y el borde distal del epicóndilo medial.

Longitud máxima del fémur (LF): distancia entre el extremo proximal del trocánter mayor y el borde distal de los epicóndilos.

Longitud del trocánter mayor (LTM): distancia entre el borde proximal del trocánter mayor y borde distal de esta estructura.

Diámetro transversal del fémur (DTF): distancia transversal desde el borde lateral al borde medial de la diáfisis femoral.

Diámetro antero-posterior del fémur (DAPF): distancia antero-posterior o craneocaudal en la mitad de la diáfisis femoral.

Ancho de la cabeza del fémur (ACF): distancia entre el borde medial y el borde lateral de la cabeza femoral.

Longitud de la cabeza del fémur (LCF): distancia entre el borde dorsal y borde ventral de la cabeza femoral.

Ancho del epicóndilodistal (AED): distancia entre el borde medial del epicóndilo medial y el borde lateral del epicóndilo lateral.

Profundidad del epicóndilo distal (PED): distancia entre el borde craneal de la patela y el borde caudal de los epicóndilos.

Longitud de la tibia (LT): distancia entre la superficie articular proximal y distal de la tibia.

Longitud de la cresta de la tibia (LCT): distancia entre la superficie articular proximal de la tibia y el extremo distal de la cresta de la tibia.

Diámetro transversal de la tibia (DTT): distancia latero-medial de la tibia, a la altura de la mitad de la diáfisis de la tibia.

Longitud del metatarso III (LM3): longitud del metatarso III entre el extremo articular proximal y el distal.

Tabla 3. Índices biomecánicos

Índice crural (IC): es la longitud de la tibia dividido por la longitud funcional del fémur (LT/LFF). Indica la proporción relativa de los elementos distales respecto al proximal del miembro posterior.

Índice de robustez del fémur (IRF): es el diámetro antero-posterior de la diáfisis del fémur, dividido por la longitud funcional del fémur (DAPF/LFF). Es un indicador de la capacidad del fémur para soportar la masa corporal y la fuerza vertical al incrementar la velocidad.

Índice gluteal (IG): es la longitud del trocánter mayor dividido la longitud funcional del fémur (LTM/LFF). Indicador de la ventaja mecánica del gluteus medius y la velocidad durante la extensión del fémur.

Índice de ancho epicondilar (IAE): es el ancho epicondilar dividido la longitud funcional del fémur (AED/LFF). Indicador del área relativa para los orígenes de los músculos *gastrocnemius* y *soleus*, por lo tanto de la ventaja mecánica para músculos responsables de la flexión plantar.

Índice de profundidad epicondilar (IPE): es la profundidad del epicóndilo distal dividido la longitud funcional del fémur (PED/LFF). La distancia antero-posterior de la porción distal del fémur es un indicador de la ventaja mecánica del grupo de los cuádriceps (*rectus femoris*, *vastus lateralis*, *vastus intermedius* y *vastus medialis*). El incremento de la distancia entre el tendón donde se insertan estos músculos y el centro de rotación de la articulación, aumenta el brazo de palanca de estos músculos, permitiendo una extensión más poderosa de la pierna.

Índice de la forma Epicondilar (IFE): es el ancho del epicóndilo distal dividido la profundidad epicondilar (AED/PED). Es un indicador de la proporción relativa entre la profundidad y el ancho de la porción distal del fémur. Al igual que el IPE, es un indicador de la ventaja mecánica del grupo de los cuádriceps con respecto a la articulación de la rodilla, que actúa como polea.

Índice de Robustez de la Tibia (IRT): es el diámetro transversal de la tibia dividido la longitud de la misma (DTT/LT). Es un indicador del largo relativo de la pierna y el área disponible para el origen los músculos responsables de la extensión plantar, que actúan a través de la articulación del tobillo.

Índice de la cresta de la tibia (ICT): longitud de la cresta de la tibia dividido la longitud de la tibia (LCT/LT). Es un indicador de la superficie relativa para la inserción de los músculos isquiotibiales, *biceps femoris* y el *gracilis*, que actúan en la flexión de la pierna.

Índice de la longitud relativa del pie (ILP): longitud del metatarso III dividido la longitud de la tibia (LM3/LT). Indica la proporción relativa de los elementos proximales y distales del miembro posterior.

3.2.3. Miología

Para las disecciones se utilizaron dos ejemplares adultos de *H. vulpinus* provenientes de la Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico (CNP 5046, 5047), Puerto Madryn, Chubut. Estos materiales estaban fijados con formol al 10%, y conservados en alcohol al 70%. Para disecciones, los individuos fueron trasladados a otro frasco, en los que se agregó una porción de glicerina líquida para evitar que los músculos expuestos se secaran durante el trabajo (Rinker, 1954).

La terminología de la musculatura se basó principalmente en Rinker (1954), con algunas modificaciones (e.g., Howell, 1926; Greene, 1935; Hill 1937; Stein, 1988). Para las comparaciones con otros taxones, fueron empleadas las descripciones de trabajos sobre anatomía de los sigmodontinos de hábitos terrestres *Sigmodon hispidus* (Rinker, 1954), y de hábitos semiacuáticos *Nectomys squamipes* (Stein, 1988). Además, también fueron incluidos taxones más alejados filogenéticamente, como el arvicolino semiacuático *Ondatra zibethicus* (Stein, 1988) y el marsupial didélfido *Chironectes minimus* (Stein, 1981).

Las disecciones se realizaron bajo una lupa binocular. En primer término, se removió la piel, la hipodermis y fascia muscular que se encuentra entre la piel y los músculos, teniendo sumo cuidado de no dañar los mismos durante el proceso. Una vez expuestos los paquetes musculares, se procedió a remover todos los músculos, siempre que fuese posible, ya que varios grupos musculares estuvieron fusionados (e.g., *gluteus superficialis* y *tensor fascia latae*). Luego de separarlos, se registraron, a través de filmaciones y fotografías los lugares y áreas que ocupan las inserciones de los músculos y se hicieron descripciones detalladas teniendo en cuenta el origen e inserción de cada músculo y la orientación de las fibras musculares. Durante las disecciones, se tuvo a mano material osteológico como ayuda para identificar topográficamente y dibujar de forma más exacta las áreas de los orígenes e inserciones de la musculatura.

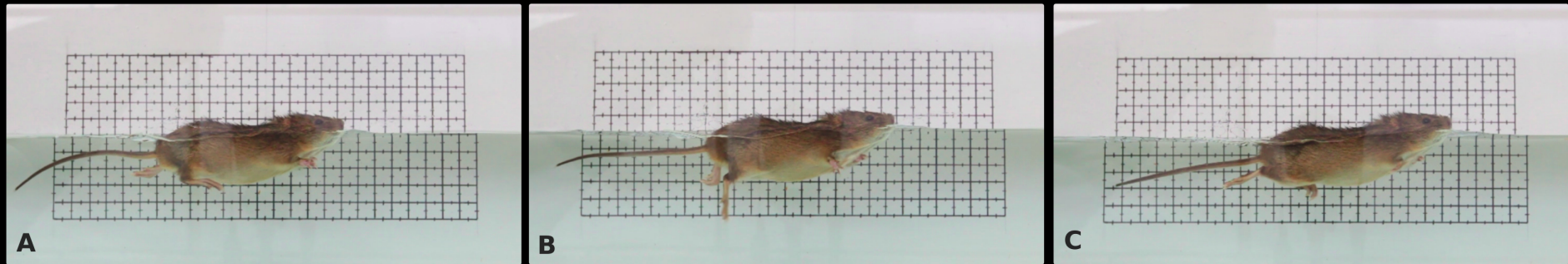
3.3. Resultados

3.3.1. Comportamiento natatorio

El principal modo de natación empleado por *H. vulpinus* fue el de propulsión a remo, a través del movimiento bípedo alternado de los miembros posteriores. Cada ciclo locomotor consistió en una fase de impulso y otra de recuperación. La fase de impulso, en la que se generó la propulsión, inició cuando la pata fue flexionada y llevada a la posición más anterior, paralela al tronco, con los dígitos levemente flexionados. Casi inmediatamente después, la pata fue **acelerada** posteriormente, formando un arco, con la abducción y la expansión de los dígitos y las membranas interdigitales, con lo cual se incrementó la superficie plantar. Luego, en la fase de recuperación, que se inició inmediatamente con el final de la fase de impulso, la pata volvió a su posición inicial, flexionando y aduciendo los dígitos para reducir el arrastre. Durante el desplazamiento las manos se mantuvieron extendidas anteriormente, posicionadas debajo el cuello y con los dígitos flexionados ventralmente, sin aportar al impulso (Figura 2). También se observó que los individuos experimentaron un pequeño deslizamiento libre entre el intervalo de la propulsión alternada generada por cada pata (Figura 3).

Durante la natación el cuerpo se mantuvo parcialmente sumergido, con el tronco casi paralelo a la superficie del agua. El dorso, el hocico, los ojos y las orejas también se mantuvieron sobre la línea de flotación, mientras que la boca contactaba ocasionalmente la misma, dependiendo de la inclinación durante los movimientos. El extremo distal de la cola estuvo sumergido algo más abajo que el tronco, y describiendo un movimiento bilateral ondulatorio, siguiendo el movimiento del tronco. De los cinco animales, sólo el individuo más joven se sumergió frecuentemente y buceó. En este tipo de natación, el animal se desempeñó con el típico movimiento bípedo alternado, impulsado por los miembros posteriores. Sin embargo, durante el desplazamiento, la cabeza se mantuvo ligeramente por debajo del plano del tronco, y las manos posicionadas debajo del cuello, como en la natación superficial.

Parte I: impulso



Parte II: recuperación



Figura 2. Ciclo locomotor completo, usando como referencia la pata derecha. A. Inicio de la fase 1 del impulso; B, Inicio de la fase 2 del impulso; C, Fin del impulso; D, iniciode la fase 1 de recuperación; E, fase 2 de recuperación; F, fin de la recuperación.

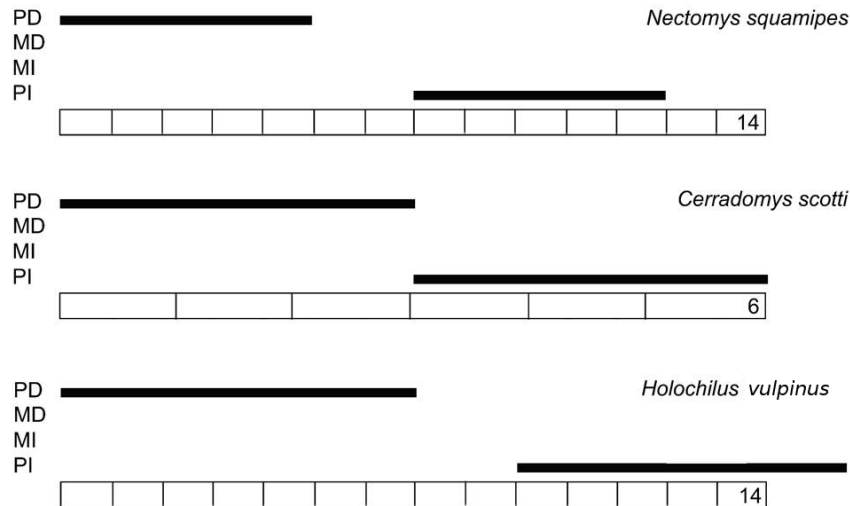


Figura 3. Nado bipedo alternado durante un ciclo locomotor, usando la pata derecha como referencia. Las letras corresponden a: PD= Pata derecha; PI= pata izquierda; MD= mano derecha; MI= mano izquierda. Las líneas negras continuas representan la fase de impulso y el espacio entre ellas el deslizamiento libre entre fases.

Además de la natación superficial bípeda y el buceo, ocasionalmente los animales se detenían luego de realizar varias pasadas y se mantuvieron en la superficie, sin realizar ningún movimiento para mantener la flotabilidad, generada aparentemente por la impermeabilidad del pelaje.

H. vulpinus nadó a una velocidad promedio de $48,08 \pm 9,30$ cm/s, con una frecuencia de zancada de $3,61 \pm 0,70$ Hz. Durante cada ciclo se desplazó $13,8 \pm 3,13$ cm en $0,28 \pm 0,05$ segundos. La velocidad relativa, teniendo en cuenta los tamaños corporales, fue de $0,24 \pm 0,06$ cm/s. Así también se observó una asimetría entre el tiempo de la fase de impulso y la de recuperación, siendo el impulso más corto ($0,13 \pm 0,01$ s) y la recuperación del miembro a su posición inicial ($0,16 \pm 0,02$ s) (Tabla 4).

Tabla 4. Estadísticos descriptivos (Promedio±Desviación estandar) del desempeño locomotor durante la natación

Variable	<i>Holochilus</i> (n= 4) ¹	<i>Nectomys</i> (n= 29) ²	<i>Cerradomys</i> (n= 10) ²
Duración de la zancada (s)	0.28 ± 0.05	0.29 ± 0.03	0.22±0.03
Longitud de zancada (cm)	13.8±3.13	12.44 ± 2.38	8.52±1.86
Velocidad promedio (cm s ⁻¹)	48.08 ± 9.30	44.89 ± 7.85	39.82±8.58
Velocidad relativa (cm s ⁻¹)	0.24 ± 0.06	0.23±0.04 (n = 28)	0.28±0.06 (n = 8)
Frecuencia de zancada (Hz)	3.61 ± 0.70	3.64 ± 0.43	4.71±0.51

1. Este estudio.

2. Santori et al (2014)

3.3.2. Análisis osteológico cualitativo

Hueso innominado. En *Holochilus*, el hueso innominado tiene un aspecto general robusto. El acetábulo se encuentra sobre la norma lateral. La superficie articular o facies lunata es casi circular y caudoventralmente incompleta, una característica que es compartida por todos los taxones usados en las comparaciones. El ala del ilion se encuentra dividida en dos caras (o fosas) por la línea glútea: la cara dorsal o fosa glútea y la cara ventral o fosa ilíaca. En *Holochilus*, la fosa glútea forma un ala dorsal, con un borde caudal frecuentemente abrupto, con una escotadura ciática marcada y ocupando un área proporcionalmente mayor a la de la fosa ilíaca. Esta condición es compartida con *Lundomys*, *Nectomys* y *Scapteromys* (Figura 4). En cambio, en los otros taxones estudiados (*Euryoryzomys*, *Sooretamys*, *Akodon* y *Graomys*) ambas fosas (glútea e ilíaca) son subiguales. La separación entre las dos fosas por la línea glútea es marcada en *Holochilus* y mucho más evidente en *Lundomys*, que tiene la fosa glútea más profunda. Ventralmente, la fosa ilíaca forma también una hoja, más pequeña en comparación con la de la fosa glútea y tiene el extremo caudal continuo con el cuerpo del ilion. En *Holochilus* y en los otros orizominos estudiados, excepto *Nectomys*, el extremo craneal de la fosa ilíaca termina en un ángulo marcado, que en algunos individuos llega a formar una espina; en *Nectomys*, en cambio, el extremo craneal y el borde ventral de la fosa ilíaca forman un borde redondeado. Los akodontinos *Akodon* y *Scapteromys* y el filotino *Graomys* exhiben un patrón más similar a aquel de *Nectomys*.

En los ictiominos, la fosa ilíaca se diferencia de los otros grupos por expandirse ventralmente, formando un ala más evidente y por carecer de la línea glútea. Inmediatamente, craneal al acetábulo se encuentra el tubérculo femoral, que en *Holochilus* consiste de un pequeño montículo cónico prominente, alargado cráneo-caudalmente y con el borde caudal abrupto. Los otros taxones no presentaron diferencias notables respecto a esta estructura, excepto *Nectomys*, que tiene el borde caudal un poco más liso (Figura 5). En los ictiominos estudiados (*Anotomys*, *Neusticomys* y *Rheomys*), el tubérculo femoral es poco prominente y casi continuo con el cuerpo del ilion.

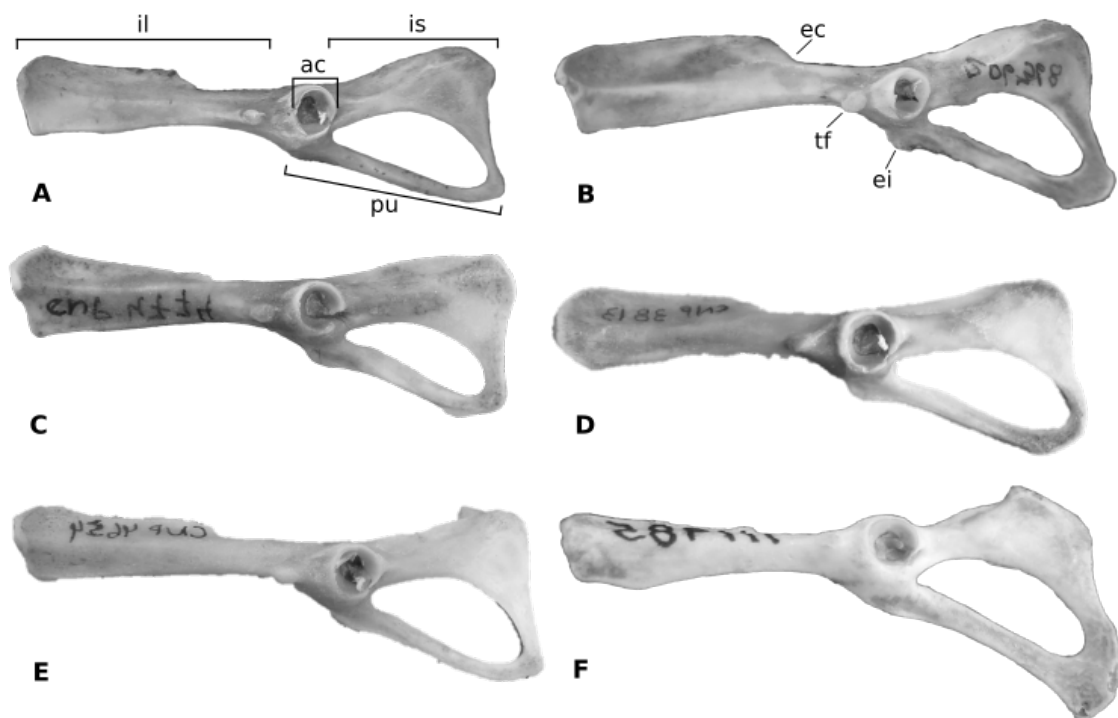


Figura 4. Vista lateral del hueso innominado izquierdo. A. *H. vulpinus* (AMNH206372); B. *L. molitor* (AMNH206368); C. *S. angouya* (CNP4724); D. *N. squamipes* (CNP3813); E. *S. aquaticus* (CNP4654); F. *R. raptor* (UMMZ111985). **ac**, acetábulo; **ec**, escotadura ciática; **ei**, eminencia iliopectínea; **il**, ílion; **is**, isquion; **pu**, pubis; **tf**, tubérculo femoral.

Tanto en *Holochilus* como en los otros sigmodontinos estudiados, el cuerpo del isquion se encuentra levemente inclinado dorso-medialmente y con la tuberosidad isquiática algo más elevada que el borde dorsal del acetábulo, característica más conspicua en los ictiominos. La rama del isquion en *Holochilus*, así como en *Lundomys*, *Nectomys* y *Scapteromys*, se proyecta caudo-ventralmente, uniéndose al pubis en una posición más caudal. En los ictiominos, la unión de la rama del isquion al pubis forma una espina que se extiende ventralmente, característica ausente tanto en *Holochilus*

como en las otras especies con las que comparó. Además, en *Holochilus* la rama del isquion presenta una escotadura cóncava. En *Nectomys* se mantiene esta misma configuración de la rama del isquion (Figura 4). Sin embargo, en los orizominos *Sooretamys* y *Euryoryzomys* -si bien mantienen el borde caudal cóncavo de la rama del isquion, éstase proyecta más verticalmente. En *Akodon* y *Graomys* la rama es vertical y carece de tal concavidad.



Figura 5. Vista lateral del cuerpo y ala del ilion. A. *H. vulpinus* (CNP 3964); B. *N. squamipes* (CNP 3813). **ec**, escotadura ciática; **tf**, tubérculo femoral.

El pubis es el componente más grácil del hueso innominado. Tanto en *Holochilus*, como en la mayoría de taxones con los que se lo comparó, la eminencia iliopectinea (*sensu* Howell, 1926) consiste en un reborde poco pronunciado, ubicado en el borde antero ventral del pubis. En cambio, en *Nectomys* y *Sooretamys* este proceso forma una protuberancia más prominente. En los ictiominos resalta que la unión entre la rama del isquion y el extremo del pubis que conforman la sínfisis púbica forman una espina que se proyecta ventralmente. Esta última estructura está ausente en los otros taxones (Figura 6).

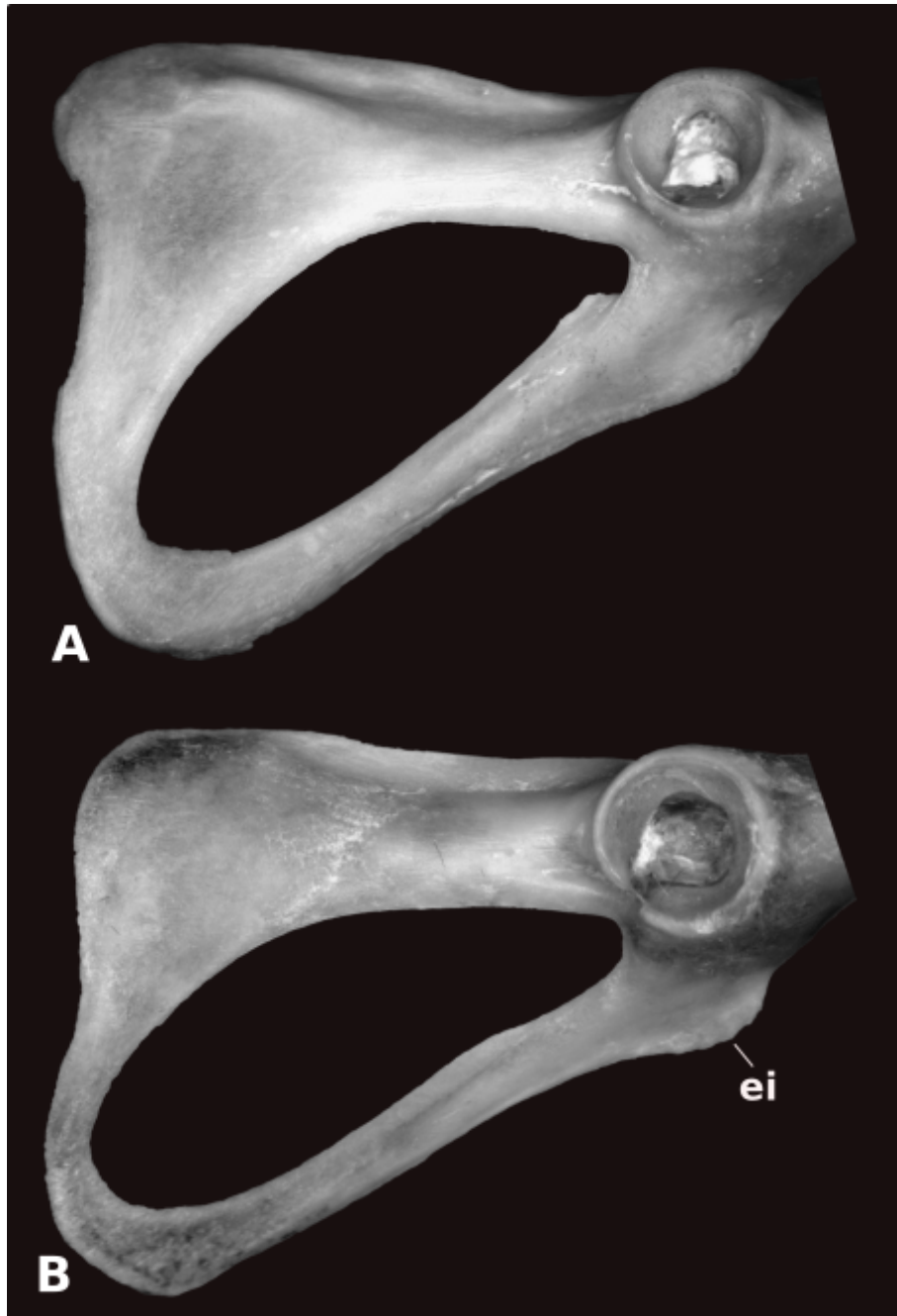


Figura 6. Vista lateral de la rama, cuerpo del isquion y del pubis. A. *H. vulpinus* (CNP 3964); B. *N. squamipes* (CNP 3813). **ei**, eminencia iliopectínea.

Fémur. El fémur de *Holochilus* tiene un aspecto general robusto, similar en tamaño y forma a aquel de *Lundomys*. Los fémures de los orizominos *Sooretamys* y *Euryoryzomys* son menos robustos, mientras que los fémures de *Akodon* y *Graomys* resultaron ser los más gráciles. De los taxones estudiados, los ictiominos exhibieron fémures evidentemente más robustos, con un aspecto corto y ancho (Tabla 5), principalmente en los extremos proximal y distal (Figura 7). En vista proximal, la cabeza del fémur está orientada medialmente, y tiene forma semiesférica, tanto en

Holochilus como en las otras especies con las que se realizaron comparaciones, con los bordes que bajan al cuello algo más abruptos, dándole una apariencia similar a un hongo (Figura 8). Proporcionalmente, la cabeza del fémur en los ictiominos es más grande (Tabla 5). En vista craneal, el trocánter mayor tiene el extremo proximal por encima de la cabeza, tanto en *Holochilus* como en las otras especies, excepto en los ictiominos, en los que esta diferencia de altura fue menor (Figura 7; Tabla 5). En *Holochilus*, el borde lateral del trocánter mayor tiene una inclinación intermedia (cerca de 45°) respecto al plano vertical, al igual que en *Euryoryzomys*, *Scapteromys*, *Akodon* y *Graomys*. Por otro lado, en *Sooretamys* esta estructura está orientada algo más verticalmente y en *Nectomys* adquiere una orientación más horizontal (Figura 8). En vista proximal, el trocánter menor, tanto de *Holochilus* como en la mayoría de los otros taxones, se proyecta postero-medialmente, con la escotadura interna excavada, lo que le otorga un aspecto más grácil a esta protuberancia (Figura 7 A-F, y 8). Sin embargo, en los ictiominos el trocánter menor es mucho más robusto (Figura 7 G-H.). El tercer trocánter de *Holochilus* tampoco se diferencia del de los otros taxones, ocupando el primer tercio proximal.

En la porción distal del fémur, la fosa patelar o tróclea de *Holochilus* es relativamente delgada, larga y bien excavada. Los otros taxones tienen la tróclea algo más ancha, corta y menos excavada (Figura 9). En vista distal, el cóndilo medial se proyecta algo más distal que el cóndilo lateral. Del mismo modo, en vista distal, el cóndilo medial de *Holochilus* y *Scapteromys* tiene una proyección caudal más pronunciada que el cóndilo lateral, a diferencia de las otras especies en las que ambos cóndilos están aproximadamente al mismo nivel. En vistas distal y caudal, la porción distal del fémur tanto de *Holochilus*, *Lundomys*, *Nectomys*, *O. palustris* y *Scapteromys* es más profunda (mayor distancia craneo-caudal) que el ancho entre los cóndilos. En los otros taxones, son subiguales (Tabla 5; Figura 9).

Tabla 5. Medidas lineales (mm) de los miembros posteriores. Los estadísticos descriptivos incluyen Media \pm Desviación Estándar (n).

	LFF	LF	LTM	DTF	DAPF	ACF	LCF	AED	PED	LT	LTC	DTT	LM3
<i>Holochilus chacarius</i>	27,31 \pm 1,93 (8)	28,18 \pm 1,97 (8)	3,58 \pm 0,38 (8)	2,75 \pm 0,28 (8)	2,25 \pm 0,21 (8)	2,33 \pm 0,22 (8)	2,98 \pm 0,30 (8)	5,51 \pm 0,42 (8)	6,02 \pm 0,36 (8)	31,26 \pm 1,94 (7)	13,36 \pm 1,21 (8)	1,95 \pm 0,19 (8)	13,29 \pm 1,02 (7)
<i>Holochilus vulpinus</i>	35,99 \pm 3,22 (9)	37,35 \pm 3,18 (9)	4,37 \pm 0,31 (9)	3,36 \pm 0,50 (9)	2,87 \pm 0,32 (7)	3,21 \pm 0,67 (9)	3,53 \pm 0,35 (9)	6,57 \pm 0,51 (9)	8,03 \pm 1,39 (9)	40,58 \pm 3,44 (2)	16,92 \pm 1,27 (5)	2,54 \pm 0,41 (5)	16,27 \pm 0,24 (2)
<i>Lundomys molitor</i>	40,62 \pm 3,02 (5)	42,83 \pm 2,99 (5)	5,82 \pm 0,51 (5)	4,31 \pm 0,36 (5)	-	3,78 \pm 0,19 (5)	3,78 \pm 0,19 (5)	7,5 \pm 0,33 (5)	8,64 \pm 0,47 (5)	54,92 \pm 0 (1)	21 \pm 1,76 (5)	3,2 \pm 0,23 (5)	25,07 \pm 0 (1)
<i>Sooretamys angouya</i>	28,60 \pm 1,62 (9)	29,24 \pm 1,82 (9)	3,35 \pm 0,33 (9)	2,74 \pm 0,22 (9)	2,31 \pm 0,23 (9)	2,27 \pm 0,23 (9)	2,71 \pm 0,20 (9)	5,10 \pm 0,33 (9)	5,12 \pm 0,22 (9)	32,58 \pm 1,34 (6)	13,79 \pm 1,38 (6)	2,08 \pm 0,29 (6)	12,32 \pm 0,52 (5)
<i>Nectomys squamipes</i>	31,96 \pm 1,86 (4)	33,03 \pm 2,12 (4)	4,33 \pm 0,33 (4)	3,23 \pm 0,37 (4)	2,62 \pm 0,23 (4)	2,62 \pm 0,13 (4)	3,23 \pm 0,10 (4)	6,14 \pm 0,24 (4)	6,88 \pm 0,08 (4)	38,52 \pm 1,61 (2)	17,45 \pm 1,94 (4)	2,36 \pm 0,47 (4)	16,87 \pm 0,08 (2)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	28,09 \pm 0,99 (8)	29,60 \pm 1,08 (8)	3,75 \pm 0,14 (8)	2,81 \pm 0,014 (8)	2,35 \pm 0,16 (8)	2,14 \pm 0,16 (8)	2,78 \pm 0,13 (8)	5,34 \pm 0,09 (8)	6,15 \pm 0,20 (8)	33,02 \pm 1,41 (6)	12,53 \pm 0,62 (8)	2,02 \pm 0,22 (8)	13,13 \pm 0,77 (5)
<i>Akodon montensis</i>	20,42 \pm 0,29 (9)	21,15 \pm 0,29 (9)	2,39 \pm 0,14 (9)	1,99 \pm 0,10 (9)	1,56 \pm 0,08 (9)	1,47 \pm 0,08 (9)	1,82 \pm 0,06 (9)	3,34 \pm 0,14 (9)	3,43 \pm 0,17 (9)	24,67 \pm 0,72 (9)	9,21 \pm 0,52 (9)	1,38 \pm 0,11 (9)	9,87 \pm 0,37 (8)
<i>Graomys griseoflavus</i>	23,12 \pm 1,45 (6)	24,25 \pm 1,64 (6)	2,70 \pm 0,26 (6)	2,10 \pm 0,19 (6)	1,76 \pm 0,18 (6)	1,82 \pm 0,22 (6)	2,18 \pm 0,15 (6)	3,94 \pm 0,12 (6)	4,21 \pm 0,28 (6)	28,55 \pm 1,65 (6)	10,34 \pm 1,04 (6)	1,49 \pm 0,15 (6)	11,28 \pm 0,52 (6)
<i>Ichthyomys spp</i>	22,14 \pm 2,23 (5)	22,16 \pm 2,11 (5)	2,22 \pm 0,19 (5)	1,89 \pm 0,24 (5)	-	2,77 \pm 0,4 (5)	2,84 \pm 0,26 (5)	4,84 \pm 0,34 (5)	4,43 \pm 0,36 (5)	29,85 \pm 2,01 (4)	12,15 \pm 1,06 (4)	1,82 \pm 0,14 (4)	13,44 \pm 0,31 (4)
<i>Rheomys spp</i>	18,28 \pm 1,47 (6)	18,60 \pm 1,42 (6)	2,04 \pm 0,33 (6)	1,68 \pm 0,07 (6)	-	2,30 \pm 0,25 (6)	2,41 \pm 0,30 (6)	4,33 \pm 0,55 (6)	4,27 \pm 0,72 (6)	26,30 \pm 3,49 (4)	10,60 \pm 1,06 (4)	1,49 \pm 0,25 (4)	12,46 \pm 3,02 (3)
<i>Anotomys leander</i>	17,37 \pm 0,55 (4)	17,81 \pm 0,51 (4)	2,28 \pm 0,13 (4)	1,88 \pm 0,16 (4)	1,83 \pm 0 (1)	2,22 \pm 0 (1)	2,15 \pm 0 (1)	4,26 \pm 0,23 (4)	3,84 \pm 0,03 (2)	28,30 \pm 0,93 (4)	9,76 \pm 0,52 (4)	1,50 \pm 0,18 (4)	14,82 \pm 0,40 (3)
<i>Neusticomys monticolus</i>	16,88 \pm 0,58 (2)	17,15 \pm 0,68 (2)	1,80 \pm 0,68 (2)	1,44 \pm 0,03 (2)	-	2,02 \pm 0,25 (2)	1,96 \pm 0,16 (2)	3,58 \pm 0,13 (2)	3,73 \pm 0,26 (2)	24,38 \pm 0,51 (2)	8,59 \pm 1,25 (2)	1,28 \pm 0,06 (2)	10,51 \pm 0,29 (2)
<i>Oryzomys palustris</i>	22,33 \pm 1,82 (6)	22,89 \pm 1,99 (6)	2,62 \pm 0,22 (6)	1,87 \pm 0,1 (6)		2,49 \pm 0,1 (6)	2,5 \pm 0,22 (6)	4,36 \pm 0,26 (6)	5,17 \pm 0,24 (4)	-	-	-	-

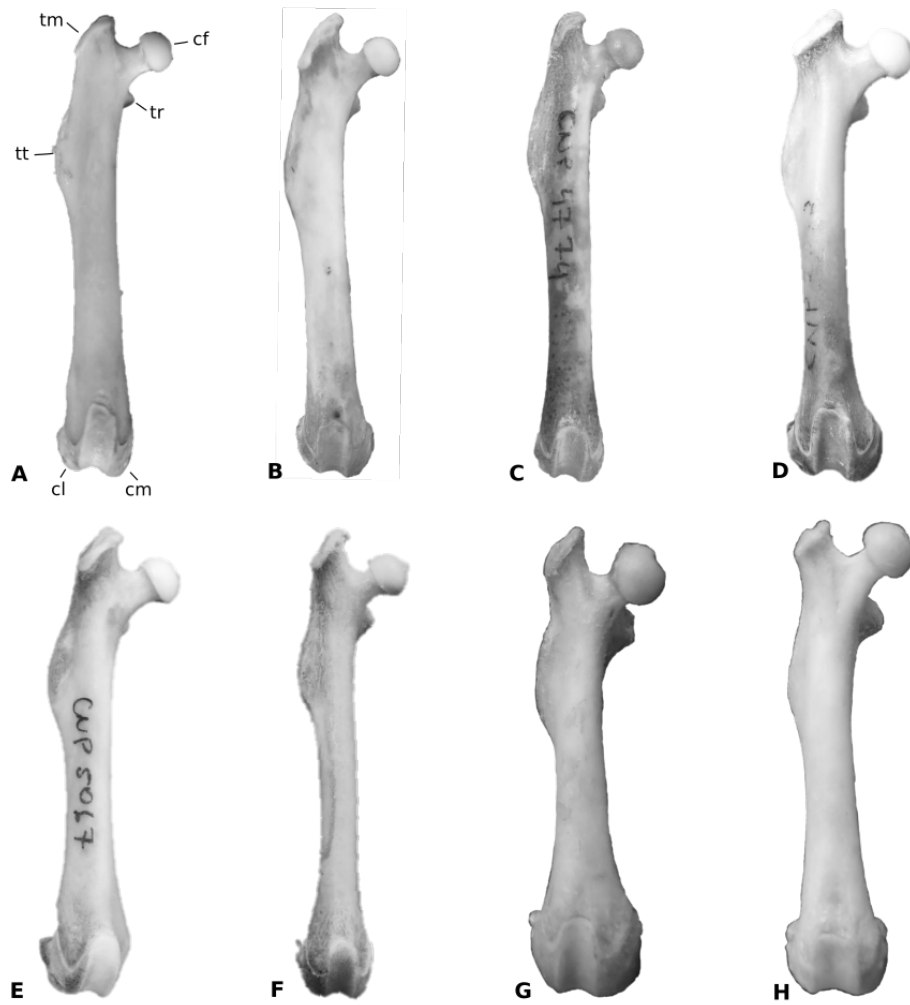


Figura 7. Vista cranial del de fémur. A. *H. vulpinus* (AMNH 206362); B. *L. molitor* (AMNH 206368); C. *S. angouya* (CNP 4774); D. *N. squamipes* (CNP 3813); E. *S. aquaticus* (CNP 5067); F. *G. griseoflavus* (CNP 2014); G. *A. leander* (UMMZ 155603); H. *I. twedii* (UMMZ 126300). **cf**, cabeza del fémur; **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial; **tm**, trocánter mayor; **tr**, trocánter menor; **tt**, tercer trocánter.

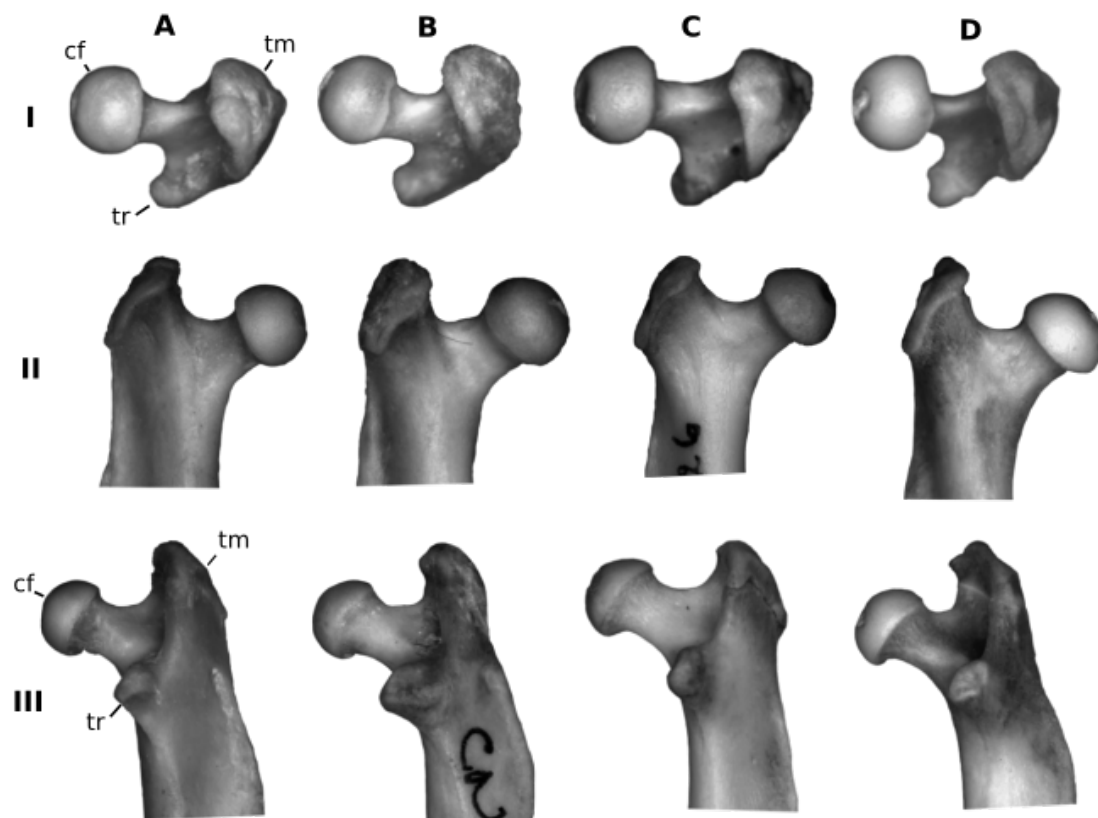


Figura 8. Porción proximal del fémur. I. Vista proximal. II. Vista cranial. III. Vista caudal. A. *H. vulpinus* (CNP 3964); B. *S. angouya* (CNP 5002); C. *N. squamipes* (CNP 2526); D. *S. aquaticus* (CNP 5067). **cf**, cabeza del fémur; **tm**, trocánter mayor; **tr**, trocánter menor.

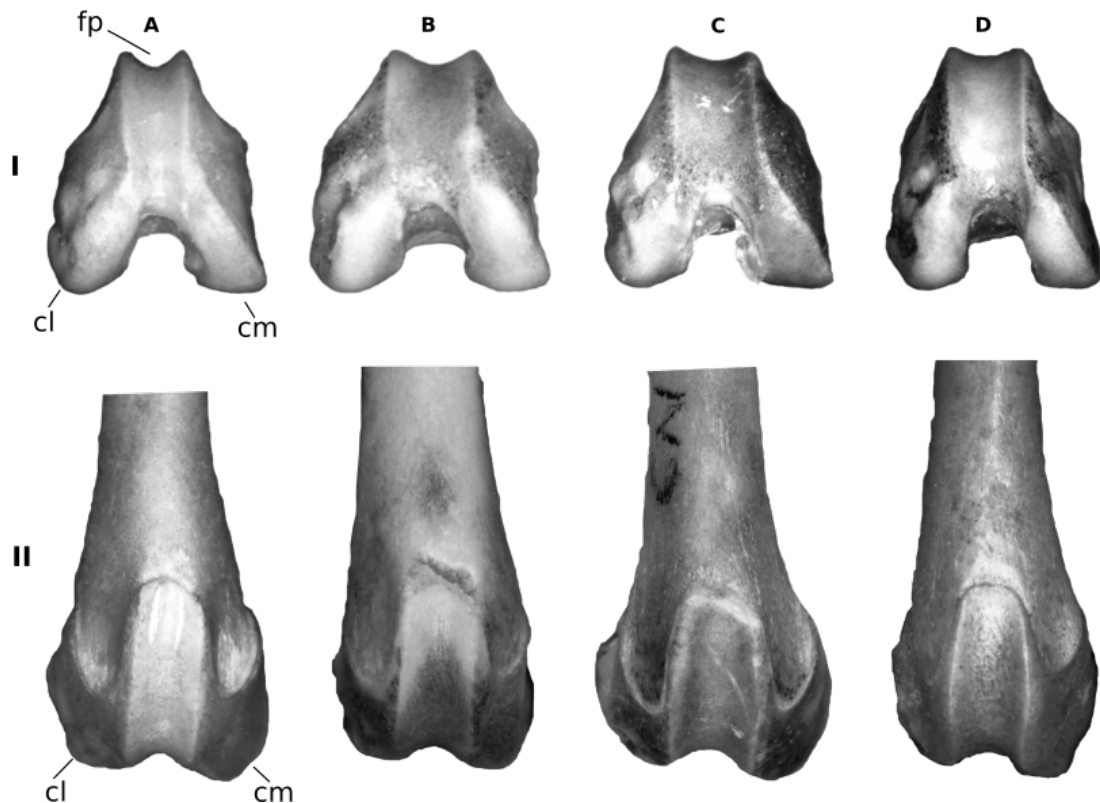


Figura 9. Porción distal del fémur. I. Vista distal. II. Vista cranial. A. *H. chacarius* (CNP 3529); B. *S. angouya* (CNP 5002); C. *N. squamipes* (CNP 2526); D. *S. aquaticus* (CNP 5067). **cl**, cóndilo lateral; **cm**, cóndilo medial; **fp**, fosa patelar.

Tibia-fíbula. La tibia de *Holochilus*, al igual que el fémur y el hueso innominado, tiene un aspecto general robusto y macizo (Figura 10). En su cara articular proximal, los cóndilos están separados por un área o septo intercondilar. En *Holochilus* y en los otros taxones, el cóndilo lateral es ligeramente más ancho que el medial. La cresta tibial de *Holochilus*, *Lundomys*, *Nectomys*, *Scapteromys* y los ictiominos están más extendidas cranio-caudalmente que las otras especies. El borde de la cresta tibial se curva ligeramente produciendo una fosa lateral profunda. En las otras especies, esta fosa es menos profunda. En vista caudal, la tibia posee un borde medial y otro lateral que forman una fosa posterior profunda y bien definida en *Holochilus* y los otros taxones, excepto en *Euryoryzomys*, *Akodon* y *Graomys*, donde estos bordes son más bajos menos pronunciados y la fosa posterior es menos profunda (Figura 11). La fíbula es un hueso largo y delgado que se encuentra lateral y fusionado parcialmente a la tibia, la cabeza de la fíbula está articulada al cóndilo tibial lateral; más distalmente, un tercio del cuerpo de la fíbula está fusionado completamente a esta porción de la tibia. La superficie articular distal está conformada por los maléolos lateral y medial. Tanto en *Holochilus* como en la mayoría de los otros taxones, el ancho de la porción distal es

proporcionalmente similar. Sin embargo, en los ictiomínos la articulación distal es más ancha.

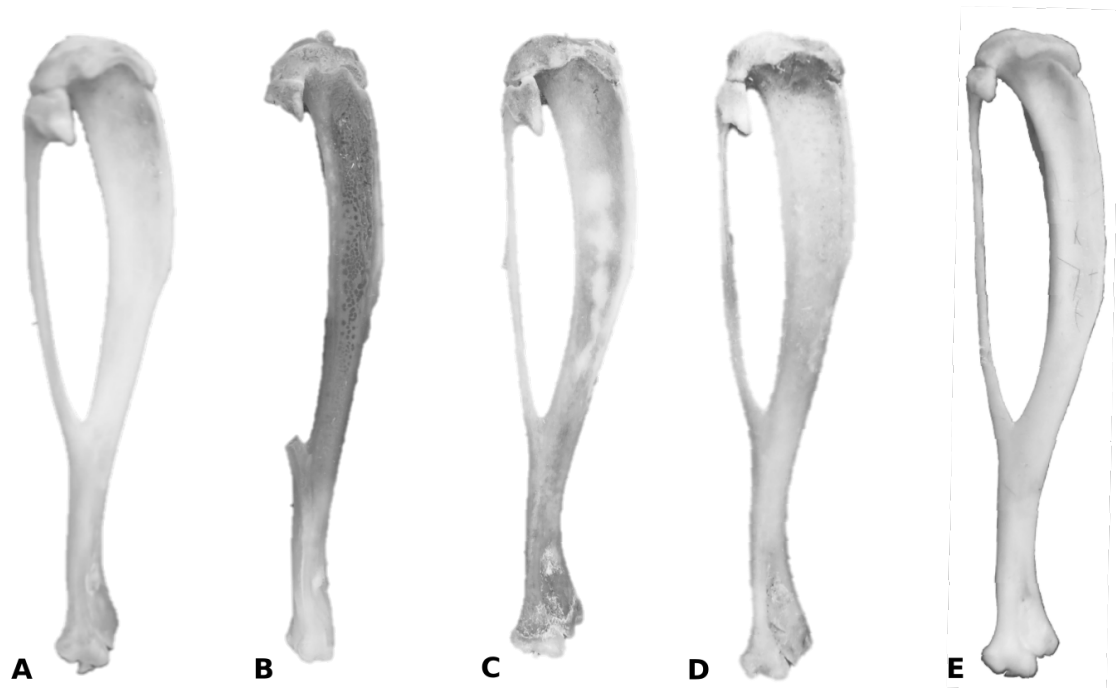


Figura 10 . Vista lateral de la tibia-fibula. A. *H. chacarius* (CNP 2390); B. *S. angouya* (CNP 4774); C. *N. squamipes* (CNP 3813); D. *S. aquaticus* (CNP 4654); E. *I. tweedii* (AMNH 155782)

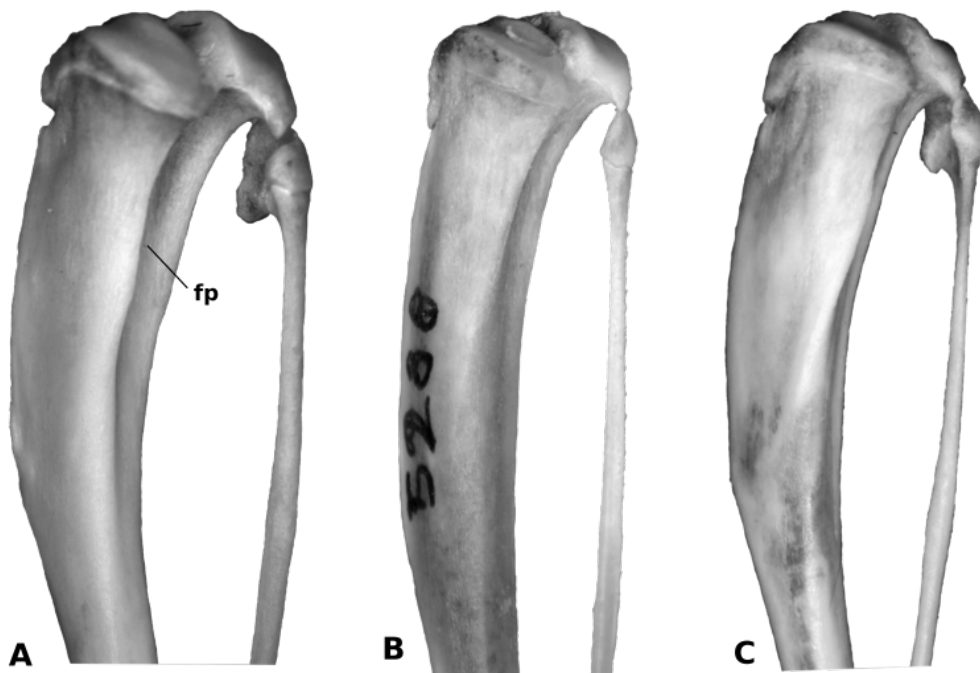


Figura 11. Vista caudo-medial de la tibia-fibula. A. *H. chacarius* (CNP 2390); B. *E. russatus* (CNP 5288); C. *A. montensis* (CNP 4607). Abreviatura: **fp**, fosa posterior de la tibia.

3.3.3. Análisis osteológico cuantitativo

3.3.3.1. Índices biomecánicos

De los índices analizados sólo algunos mostraron cierta correspondencia con las observaciones de la morfología, apoyando con estas variables algunas inferencias funcionales. En cuanto a la robustez del fémur (IRF), *A. leander* y *L. molitor* mostraron los valores más altos. Tanto *H. chacarius*, como *H. vulpinus* y *N. squamipes* mostraron valores intermedios, aunque ampliamente superpuestos con los demás taxones. Respecto al índice gluteo (IG), *L. molitor* mostró el valor más elevado, seguido de *N. squamipes*, *S. aquaticus*, *H. chacarius* y *A. leander* (Tabla 6; Figura 12).

Con respecto a la porción distal del fémur, los ictiominos mostraron cóndilos más anchos (IAE) en comparación a los otros taxones. En la variable de profundidad del epicóndilo distal (IPE), se observaron dos agrupamientos de fémures con epicóndilos distales más profundos: por un lado los ictiominos, y por el otro un agrupamiento que incluyó algunas especies de orizominos (*O. palustris*, *Holochilus*, *N. squamipes*) y el akodontino *S. aquaticus*. Finalmente, en cuanto a la forma del epicóndilo distal (IFE), el índice mostró que algunas especies de orizominos (*O. palustris*, *H. chacarius*, *H. vulpinus*, *N. squamipes*) y *S. aquaticus* tienen los valores más altos, mientras que los otros taxones mostraron valores bajos. Los índices relacionados a la tibia no arrojaron ningún patrón definido. Sin embargo, la longitud relativa de la tibia con respecto al fémur (IC), así como la longitud relativa de los pies (ILP) mostraron a los ictiominos con los valores más altos (Tabla 6; Figura 13).

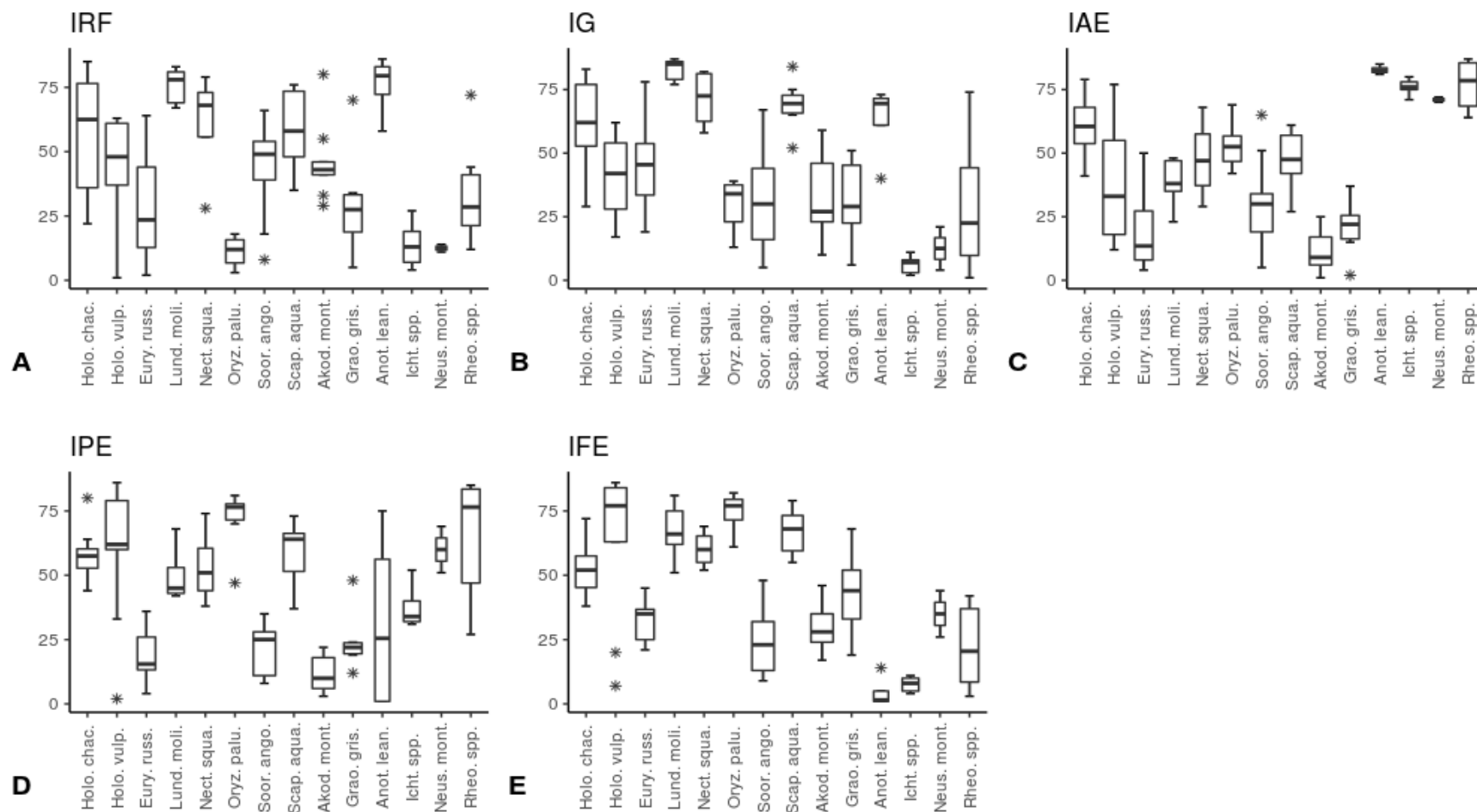


Figura 12. Box-plots de índices biomecánicos del fémur. A, Índice de robustez del fémur (IRF); B, Índice gluteal (IG); C, Índice de ancho epicondilar (IAE); D, Índice de profundidad epicondilar (IPE); E, Índice de la forma epicondilar (IFE).

Tabla 6. Índices biomecánicos de los miembros posteriores. Los estadísticos descriptivos incluyen Media \pm Desviación Estándar (n).

	IC	IRF	IG	IAE	IPE	IFE	IRT	ICT	ILP
<i>Holochilus chacarius</i>	1,16 \pm 0,02 (7)	0,10 \pm 0,008 (7)	0,13 \pm 0,008 (8)	0,20 \pm 0,01 (8)	0,22 \pm 0,01 (8)	1,09 \pm 0,04 (8)	0,06 \pm 0,002 (7)	0,4 \pm 0,01 (7)	0,49 \pm 0,03 (7)
<i>Holochilus vulpinus</i>	1,17 \pm 0,03 (2)	0,09 \pm 0,004 (9)	0,12 \pm 0,002 (9)	0,18 \pm 0,000 (9)	0,22 \pm 0,01 (9)	1,22 \pm 0,01 (0,06)	0,05 \pm 0,001 (2)	0,41 \pm 0,01 (2)	0,47 \pm 0,04 (2)
<i>Lundomys molitor</i>	1,28 \pm 0 (1)	0,10 \pm 0,003 (5)	0,14 \pm 0,004 (5)	0,18 \pm 0,008 (5)	0,21 \pm 0,008 (5)	1,15 \pm 0,04 (5)	0,05 \pm 0 (1)	0,43 \pm 0 (1)	0,58 \pm 0 (1)
<i>Sooretamys angouya</i>	1,14 \pm 0,02 (9)	0,09 \pm 0,006 (9)	0,11 \pm 0,01 (9)	0,17 \pm 0,01 (9)	0,17 \pm 0,01 (9)	1,00 \pm 0,04 (9)	0,06 \pm 0,007 (6)	0,42 \pm 0,02 (6)	0,36 \pm 0,18 (6)
<i>Nectomys squamipes</i>	1,26 \pm 0,02 (4)	0,10 \pm 0,007 (4)	0,13 \pm 0,006 (4)	0,19 \pm 0,01 (4)	0,21 \pm 0,01 (4)	1,12 \pm 0,03 (4)	0,05 \pm 0,002 (2)	0,41 \pm 0,006 (2)	0,55 \pm 0,009 (2)
<i>Oecomys spp.</i>	1,10 \pm 0,04 (2)	0,10 \pm 0,009 (5)	0,12 \pm 0,009 (5)	0,18 \pm 0,009 (5)	0,17 \pm 0,01 (5)	0,96 \pm 0,04 (5)	0,06 \pm 0,02 (2)	0,46 \pm 0,000 (2)	0,38 \pm 0 (1)
<i>Scapteromys aquaticus</i>	1,17 \pm 0,02 (6)	0,10 \pm 0,004 (8)	0,13 \pm 0,004 (8)	0,19 \pm 0,007 (8)	0,21 \pm 0,01 (8)	1,15 \pm 0,03 (8)	0,06 \pm 0,006 (6)	0,38 \pm 0,01 (6)	0,46 \pm 0,02 (6)
<i>Akodon montensis</i>	1,20 \pm 0,02 (9)	0,09 \pm 0,004 (9)	0,11 \pm 0,008 (9)	0,16 \pm 0,008 (9)	0,16 \pm 0,008 (9)	1,02 \pm 0,02 (9)	0,05 \pm 0,004 (9)	0,37 \pm 0,02	0,48 \pm 0,01 (8)
<i>Graomys griseoflavus</i>	1,23 \pm 0,01 (7)	0,09 \pm 0,007 (6)	0,11 \pm 0,01 (7)	0,17 \pm 0,009 (6)	0,18 \pm 0,01 (6)	1,06 \pm 0,05 (6)	0,05 \pm 0,004 (6)	0,36 \pm 0,01 (6)	0,48 \pm 0,02 (6)
<i>Ichthyomys spp</i>	1,31 \pm 0,05 (4)	0,08 \pm 0,004 (5)	0,10 \pm 0,004 (5)	0,21 \pm 0,007 (5)	0,20 \pm 0,009 (5)	0,91 \pm 0,02 (5)	0,06 \pm 0,006 (4)	0,40 \pm 0,01 (4)	0,59 \pm 0,04 (4)
<i>Rheomys spp</i>	1,43 \pm 0,12 (4)	0,09 \pm 0,006 (6)	0,11 \pm 0,01 (6)	0,23 \pm 0,03 (6)	0,23 \pm 0,03 (6)	0,98 \pm 0,08 (6)	0,05 \pm 0,005 (4)	0,4 \pm 0,01 (4)	0,69 \pm 0,1 (3)
<i>Anotomys leander</i>	1,62 \pm 0,02 (4)	0,10 \pm 0,006 (4)	0,13 \pm 0,005 (4)	0,24 \pm 0,006 (4)	0,22 \pm 0,01 (4)	0,92 \pm 0,07 (2)	0,05 \pm 0,007 (4)	0,34 \pm 0,01 (4)	0,84 \pm 0,03 (3)
<i>Neusticomys monticolus</i>	1,44 \pm 0,01 (2)	0,08 \pm 0,000 (2)	0,10 \pm 0,009 (2)	0,21 \pm 0,000 (2)	0,22 \pm 0,007 (2)	1,03 \pm 0,03 (2)	0,05 \pm 0,001 (2)	0,35 \pm 0,04 (2)	0,62 \pm 0,03 (2)
<i>Oryzomys palustris</i>	-	0,08 \pm 0,004 (6)	0,11 \pm 0,005 (6)	0,19 \pm 0,008 (6)	0,23 \pm 0,01 (6)	1,18 \pm 0,03 (6)	-	-	-

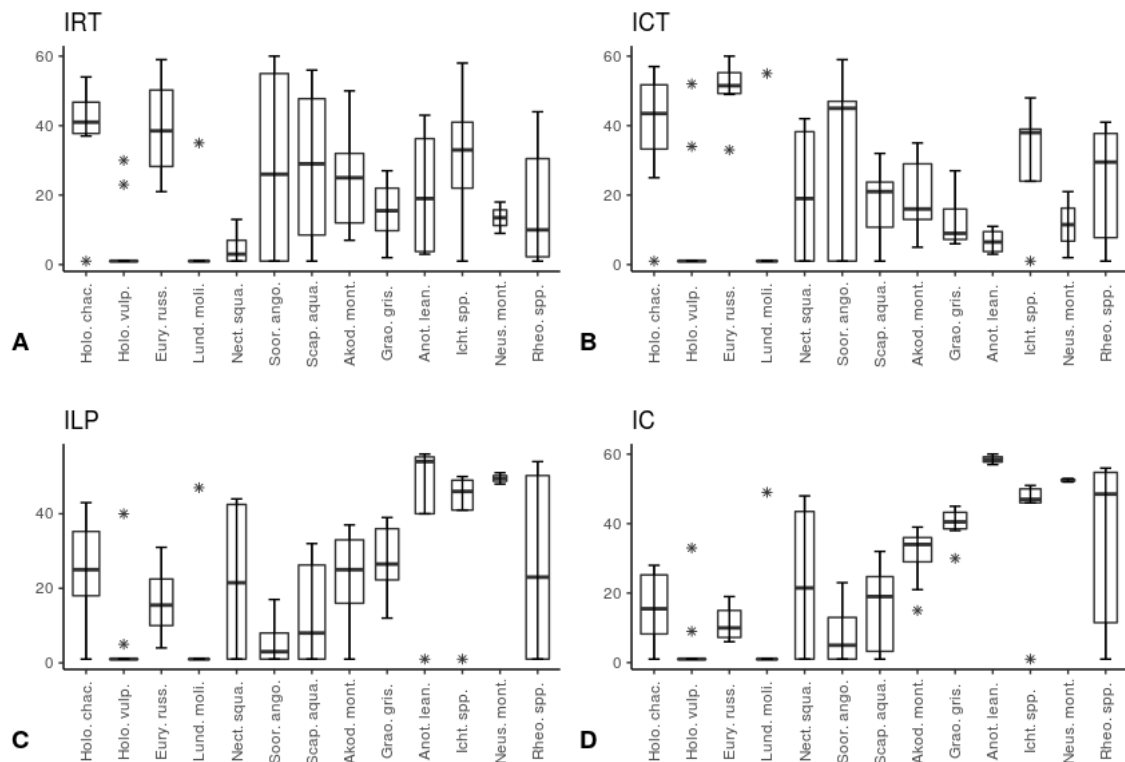


Figura 13. Box-plots de los índices biomecánicos de la tibia-fíbula y proporciones relativas de los elementos de los miembros posteriores. A, Índice de robustez de la tibia (IRT); B, Índice de la cresta de la tibia (ICT); C, Índice de longitud del pie (ILP); D, Índice crural (IC).

3.3.3.2. Análisis de Componentes Principales (ACP) de las medidas del fémur.

Fémur: en el ACP para las medidas del fémur, los primeros cuatro componentes resumieron el 98,1% de la variación. El CP 1 explicó el 85,5% del total de la varianza, con valores positivos en todas las variables, tal como se esperaría de un vector de tamaño. Sobre este eje, las especies se ordenaron por tamaño, con *Lundomys* en el extremo positivo y *Akodon* y *Neusticomys* hacia el extremo negativo. Los taxones con un tamaño corporal mediano ocuparon una posición intermedia. Las variables que tuvieron mayor peso fueron la longitud del trocánter mayor (LTM), el diámetro trasverso del fémur (TDF) y la profundidad del epicóndilo distal (PED). El CP 2 explicó el 10,4% de la variación y tendió agrupar a los ictiomínos y a *Oryzomys* hacia la mitad positiva, mientras que el resto de los taxones estudiados se ubicó hacia la otra mitad. En este eje, las variables con mayor peso fueron el ancho (ACF) y la longitud (LCF) de la cabeza del fémur (Figura 14).

Al corregir el tamaño y volver a realizar el ACP, los primeros 4 componentes explicaron el 94,5% de la variación. El CP1 resumió el 71,7% de la variación separando a los ictiominos y a *Oryzomys* de los demás taxones, siendo las variables con mayor peso el ancho de la cabeza del fémur (ACF) y la longitud de trocánter mayor (LTM). Luego, el CP2 resumió el 11,9% de la varianza y tendió a agrupar a *H. chacarius*, *H. vulpinus*, *L. molitor*, *N. squamipes* y *S. aquaticus* hacia la mitad negativa de este eje, y al resto de los taxones hacia la mitad positiva. Las variables con mayor peso sobre este eje fueron la profundidad del epicóndilo distal (FED), la longitud funcional del fémur (LFF) y la longitud del trocánter mayor (LTM) (Figura 15).

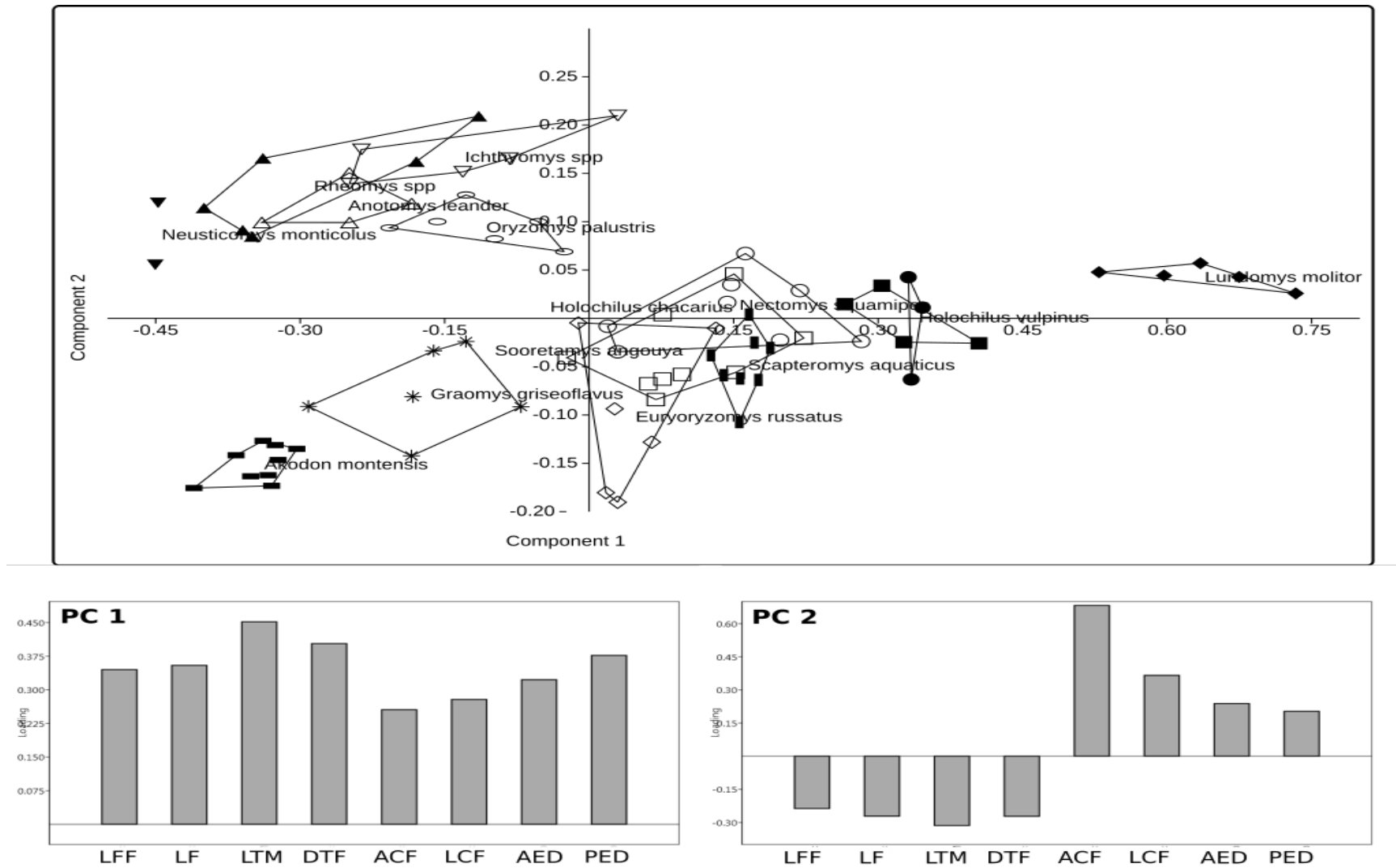


Figura 14. Componentes Principales 1 y 2 de las medidas lineales logaritmizadas del fémur.

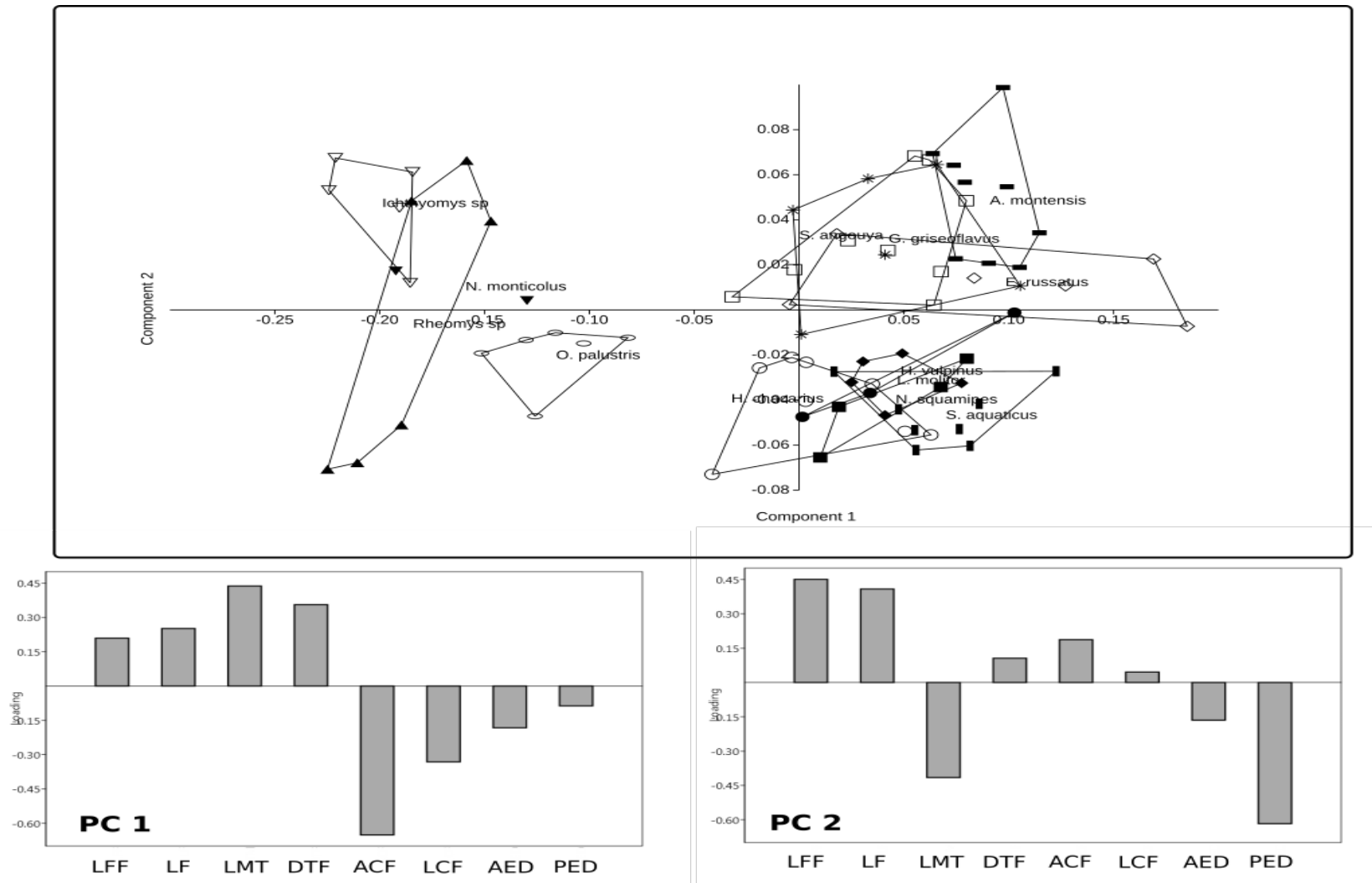


Figura 15. Componentes Principales de las medidas lineales, removiendo el efecto del tamaño.

3.3.4. Miología

Sistema extensor

Grupo Iliaco

M. iliacus: este músculo se encuentra asociado y en posición lateral al *psaos mayor*, con el que forma el *iliopsoas*. Parte de sus fibras se originan del borde inferior de la cresta ilíaca y se extienden posteriormente hasta ocupar la totalidad de la fosa ilíaca (Figura 16). La otra parte de las fibras se originan más cranealmente, en los procesos transversos de las dos últimas vértebras lumbares. La inserción se produce a través un tendón en común con el *psaos mayor* en el trocánter menor (Figura 17.C).

M. psaos mayor: este músculo tiene su origen en la cara ventral del cuerpo de las vértebras lumbares; distalmente sus fibras se unen a las del *iliacus* y se insertan con un único tendón en el trocánter menor (Figura 17.C).

M. pectineus: tiene su origen en la eminencia iliopectinea (Figura 16) y se inserta en la porción caudomedial del fémur, que se extiende paralela y al mismo nivel de la cresta del tercer trocánter (Figura 17C).

Grupo gluteal

M. tensor fasciae latae: este músculo se continúa con el *gluteus superficialis*, con el que forman la capa más superficial de la cara lateral de la pierna. Tiene dos orígenes, uno sobre la fascia lumbo-dorsal, aproximadamente entre la última vértebra lumbar y las dos primeras vértebras sacras y el otro en el borde craneal de la cresta ilíaca (Figura 16). Las fibras que provienen del ilion se insertan en una fascia que cubre el paquete del grupo de los cuádriceps. Por otro lado, las fibras de la fascia lumbo-dorsal se insertan en el borde craneal del tercer trocánter.

M. gluteus superficialis: este músculo es continuo con el *tensor de la fascia latae*. Tiene su origen entre la segunda y cuarta vertebra sacra y se inserta a lo largo de la cresta del tercer trocánter, en su borde cráneo-lateral. Las fibras de la porción más caudal rodean caudalmente al trocánter mayor y se insertan en el borde caudal de tercer trocánter (Figura 17.A). La inserción de este músculo es algo más proximal que la del *M. tensor de la fascia latae*.

M. femorococcyceus: consiste en un músculo alargado que se encuentra caudal al *M. gluteus superficialis* y craneal al *biceps femoris*. Se origina a través de un tendón en la espina dorsal de cuarta vértebra sacra y se inserta en el borde lateral de la patela. En su origen está cubierto completamente por el origen del *semitendinosus*.

M. gluteus medius: es el músculo más grande del grupo glúteo y está cubierto por el *gluteus superficialis* y el *tensor de la fascia latae*. El origen de este músculo abarca la fascia lumbodorsal y casi toda el ala dorsal de la fosa glútea (Figura 16). Se inserta en el trocánter mayor, bordeando la superficie postero-lateral, entre la cresta intertrocanterica y se extiende hasta el tercer trocánter (Figuras 17.A,C). Este músculo se divide en una parte superficial y otra más profunda, que en sus orígenes están pobremente diferenciadas (hasta el grado de no poder separarse). Sin embargo, desde la mitad distal están mejor diferenciadas. Las fibras de la parte más superficial ocupan una orientación posterolateral, bordeando caudo-lateralmente el trocánter mayor y se insertan en la cara caudo-lateral del fémur, entre la cresta del tercer trocánter y el trocánter mayor. La parte más profunda está parcialmente cubierta por la parte superficial y se inserta en el borde caudolateral del trocánter mayor a través de un tendón corto y ancho, junto con la inserción del *M. piriformis*.

M. gluteus profundus: este músculo se encuentra profundo al *gluteus medius* y al *piriformis*. Tiene su origen a lo largo del borde lateral de la fosa glútea y la fosa iliaca y se extiende posteriormente hasta el cuerpo del ilion, casi llegando al tubérculo femoral (Figura 16). Se inserta mediante un tendón corto en el borde craneomedial del trocánter mayor, proximal al origen del *vastus lateralis* (Figuras 17.A,B).

M. piriformis: este músculo es corto y de forma triangular. Se origina en los procesos laterales de la segunda y tercera vértebra sacra y se inserta en la cara medial del trocánter mayor. En la inserción se une al tendón de la parte profunda del *gluteus medius* (Figuras 17A,C).

Grupo quadriceps femoris

M. rectus femoris: es el único músculo del grupo de los cuádriceps que se origina en el hueso innominado. Este músculo es fusiforme y se encuentra entre el *vastus lateralis* y *vastus medialis*, cubierto completamente por ambos. El origen consiste en un tendón que se bifurca en dos cabezas, una que parte desde el tubérculo femoral y la otra desde el borde dorsal del acetábulo (Figura 16). Se inserta a través de un tendón corto en el aspecto proximal de la patela.

M. vastus lateralis: es el más grande del grupo de los cuádriceps y cubre latero-dorsalmente al *rectus femoris*. Tiene su origen en el aspecto cráneo-lateral del trocánter mayor, distal a la inserción del *gluteus profundus* y se extiende hasta el extremo proximal del tercer trocánter (Figuras 17.A,B). La inserción ocurre en el aspecto lateral de la patela, lateral a la inserción del *rectus femoris*.

M. vastus medialis: este músculo se encuentra medial al *rectus femoris*, cubriéndolo parcialmente. Tiene el origen en la cara cráneo-medial del fémur, justo debajo de la fosa intertrocanterica y se extiende hasta el nivel de la cresta del tercer trocánter (Figura 17.B). Se inserta en el aspecto medial de la patela.

M. vastus intermedius: este músculo ocupa el nivel más profundo del grupo de los cuádriceps. Tiene su origen en la cara craneal de la diáfisis del fémur, al nivel del extremo distal de tercer trocánter, se extiende a lo largo del eje de la diáfisis y se inserta en el extremo distal del fémur, en la patela, por debajo del tendón donde se inserta el *rectus femoris* (Figura 17b).

Sistema flexor

Grupo aductor

M. gracilis: este músculo está compuesto por dos cabezas que se originan en la región compuesta por la rama del isquion y la pubis. La cabeza craneal se origina en borde ventral del pubis, profundo al origen del *adductor longus* y caudal al *adductor brevis* y se inserta en el aspecto medial de la cresta de la tibia . La cabeza caudal tiene su origen en el borde caudal de la rama del isquion, caudal al origen del *adductor magnus* y se inserta a través de una aponeurosis delgada en la cresta de la tibia, por debajo de la inserción del *gracilis* en su parte craneal (Figura 16, 18).

M. adductor longus: es de forma triangular; en vista medial este músculo se ubica caudalmente al pectineus. Se origina en el borde ventral del pubis, caudal al origen del pectineus y medial respecto a la parte craneal del *gracilis* (Figura 16). Se inserta a través de un delgado tendón en el aspecto caudal de la diáfisis de fémur, distal a la inserción del *pectineus* (Figura 17b).

M. adductor brevis: este músculo tiene el origen en la superficie lateral del pubis, más profundo respecto al origen del *adductor longus* (Figura 16). Tiene dos puntos de inserción: la cabeza genicular, que se inserta sobre la patela en el aspecto medial de la rodilla, y la cabeza femoral, que se inserta en el aspecto caudal del fémur al nivel del extremo distal del tercer trocánter y se extiende ocupando gran parte de la superficie hasta la articulación distal (Figura 17.C).

M. adductor magnus: este músculo tiene su origen en la rama del isquion, anterior al origen de la parte craneal del *gracilis*, extendiéndose hasta el pubis y rodeando el borde caudal del foramen obturador (Figura 16). Se inserta a lo largo de todo el borde caudal de la cresta del tercer trocánter (Figura 17.C).

M. obturator externus: es el músculo que se encuentra más profundo de todo el grupo de aductores, cubre toda la superficie lateral de la membrana del foramen obturador, incluyendo los bordes internos (Figura 16). Junto con los *gemelli* se inserta en la fosa intertrocanterica (Figura 17.C).

Grupo isquiotrocanterico

M. obturator internus: durante la disección no se llegó a separar el origen de este músculo, sólo se observó el tendón que provenía de la parte interna del foramen obturador, el cual pasaba sobre el dorso del isquion sobre los *gemelli*, y se insertaba en la fosa intertrocanterica.

M. gemellus cranialis: el área de origen de este músculo se ubica en el aspecto dorsolateral del isquion, inmediatamente caudal al acetábulo y craneal al *gemellus caudalis* (Figura 16). Se inserta en la fosa intertrocanterica, craneal al tendón del *obturator internus* (Figura 17.C).

M. gemellus caudalis: se origina también en el borde dorsal del cuerpo del isquion, caudal al *gemellus cranialis*, separado de éste sólo por el tendón del *obturator internus* que pasa superficial entre ambos músculos (Figura 16). Se inserta en la fosa intertrocanterica, caudal al tendón de *obturator internus* (Figura 17.C).

M. quadratus femoris: el origen es un área triangular en la unión entre el cuerpo y la rama del isquion, craneal y ventral al origen de *semimembranosus* (Figura 16) y se inserta en el aspecto caudomedial del trocánter menor (Figura 17.B).

Grupo isquiotibial

M. caudofemoralis: este músculo se origina en la espina dorsal de la última vertebra sacra, profundo al origen del *femorococcygeus*. Se inserta en el borde medial de la epífisis distal del fémur, superficial al origen del *gastrocnemius* y por debajo de la inserción del *adductor brevis*.

M. semitendinosus: en vista lateral, este músculo ocupa la posición más caudal de la capa de músculos más superficial. Tiene dos orígenes: uno que se extiende desde la espina dorsal de la última vértebra sacra, superficial al origen del *biceps femoris* y *femorococcygeus*, y otra isquiático, que se origina en la tuberosidad isquiática, caudal al origen del *biceps femoris* (Figura 16). Ambas cabezas se unen al nivel del origen de la cabeza isquial y se insertan en el borde medial de la cresta de la tibia (Figura 18).

M. semimembranosus: el origen de este músculo es un área triangular en el aspecto lateral del isquion entre el cuerpo y la rama, que se posiciona ventral al origen

de *biceps femoris* y *semitendinosus* y caudal al *quadratus femoris* (Figura 16). Se inserta en la cara medial de la cresta de la tibia , distal a la inserción del *adductor brevis* y proximal a la parte craneal del *gracilis* (Figura 18).

M. biceps femoris: el origen es en la superficie dorsal de la tuberosidad isquial, craneal al origen de la cabeza isquial del *semitendinosus* y caudal al origen de los *gemelli* (Figura 16). Este músculo se inserta en el aspecto lateral de la tibia sobre la fascia crural, ocupando dos tercios de esta (Figura 18).

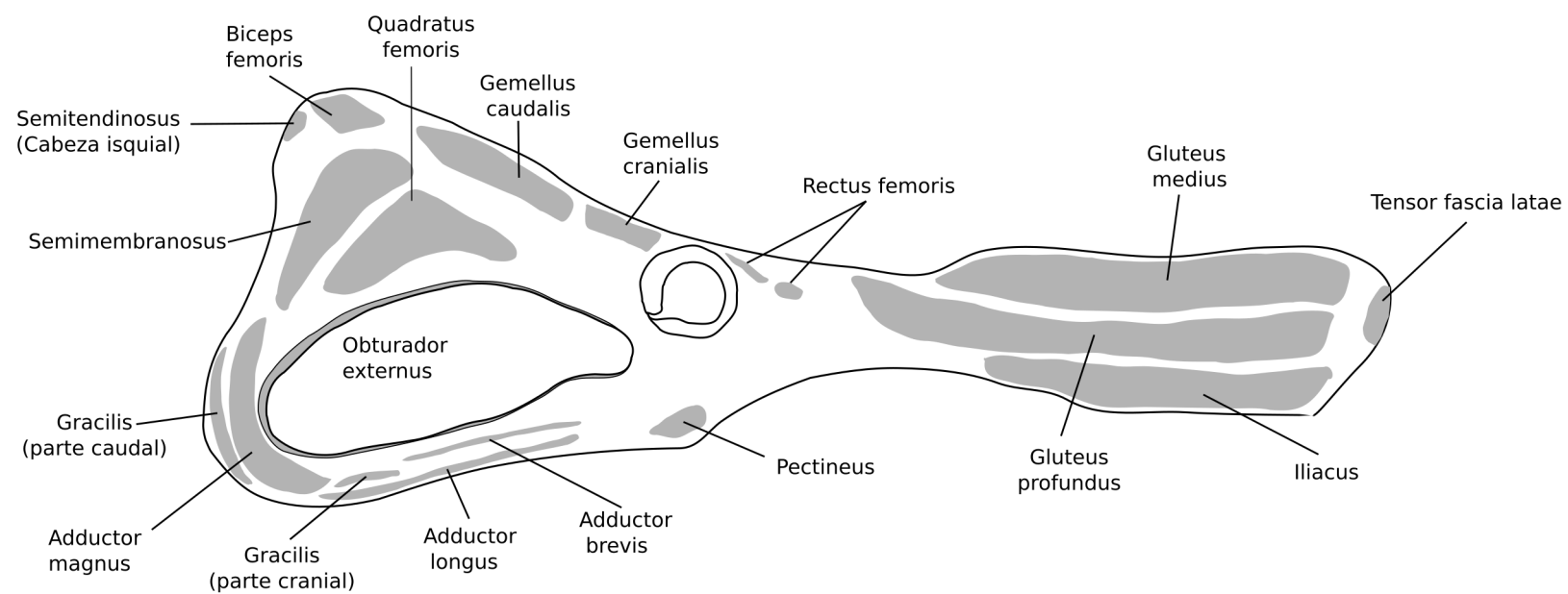


Figura 16. Vista lateral del hueso innominado derecho de *H. vulpinus* con áreas de orígenes (gris claro) e inserciones (gris oscuro) de músculos.

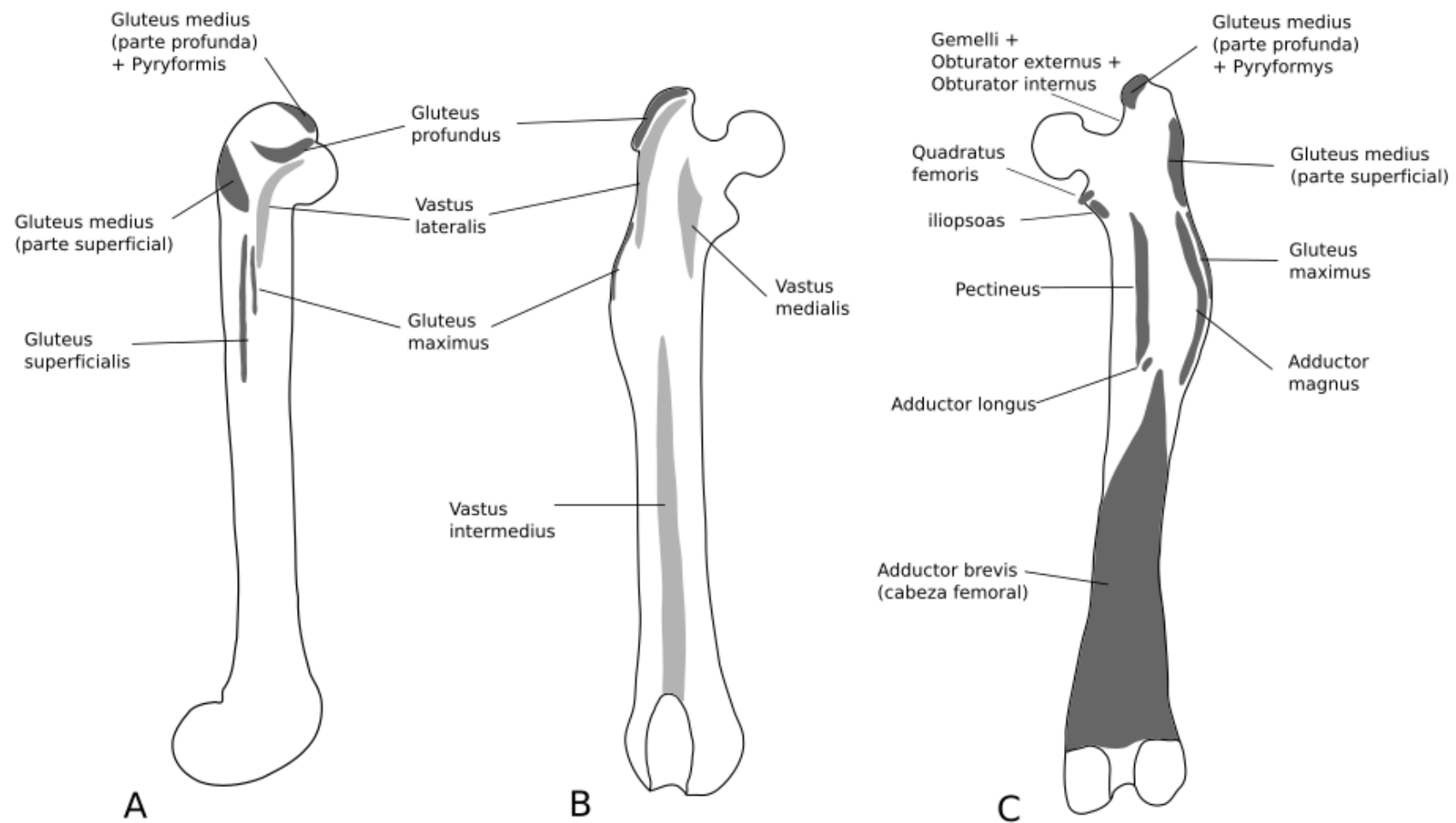


Figura 17. Fémur derecho de *H. vulpinus* con áreas de orígenes (gris claro) e inserciones (gris oscuro) de músculos. A. Vista lateral B. Vista cranial y C. Vista caudal.

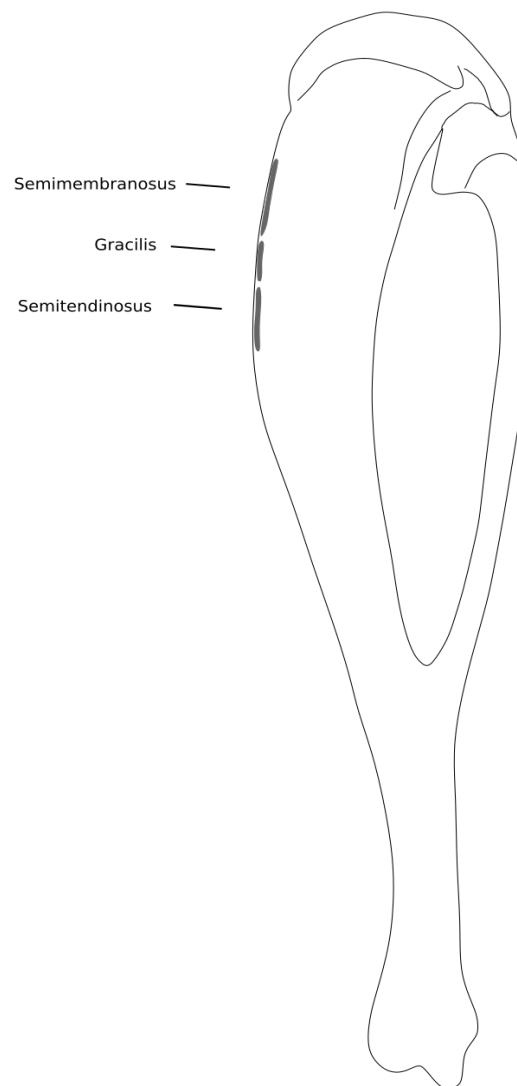


Figura 18. Vista medial de la Tibia-fíbula con áreas de inserciones (gris oscuro) de los músculos

3.4.Discusión

3.4.1. Comportamiento natatorio

El modo de natación bípedo alternado empleado por *Holochilus*, corresponde a una estrategia de desplazamiento en superficie que, si bien es lenta y menos eficiente que en otros grupos de mamíferos con adaptaciones más extremas (e.g., cetáceos)[Fish 1993b], permite buena maniobrabilidad y la liberación de los miembros anteriores para realizar otras actividades en el agua (e.g., manipular alimentos, sensores durante el forrajeo) (Massoia, 1976; Stein, 1988).

Los mamíferos que utilizan esta estrategia requieren de una flotabilidad positiva y un mecanismo de propulsión eficiente (Fish 1993a; Fish et al., 2002). Con la adquisición de un pelaje impermeable, los animales logran mantener la flotabilidad, con un menor gasto de energía, al tiempo que adquieren protección contra la pérdida de calor (Fish et al., 2002). En este trabajo no se aplicó una metodología experimental directa para medir la absorción de agua por parte del pelaje (ver Santori et al., 2008). Sin embargo, la postura casi horizontal, así como la permanencia de la cabeza y mitad superior del tronco fuera del agua durante la natación fueron indicadores certeros de que de la flotabilidad estaba mayormente dada por la impermeabilidad del pelaje. Ya Massoia (1976) había observado ejemplares de esta especie que podían mantenerse flotando varias horas, sin utilizar las extremidades.

La propulsión es generada por el movimiento alternado de los miembros posteriores. Con la aceleración posterior de cada miembro se desplaza una masa de agua que produce una fuerza de empuje en dirección anterior (Fish, 1984). Por lo general, estos propulsores tienen una forma triangular, dotados de membranas interdigitales y/o flecos (“cercos”) natatorios, que aumentan el área superficial del miembro y por ende la masa de agua empujada. Las membranas interdigitales de *Holochilus* están más desarrolladas entre los dígitos dII- dIII y dIII-dIV, en dónde extienden la articulación de las primer falange (Sierra de Soriano, 1965). Los flecos natatorios, aunque en comparación con las membranas interdigitales no tienen una participación importante en la generación de empuje, producen una turbulencia que mejora indirectamente la propulsión (Fish, 1993a). Las especies de *Holochilus*, aunque en distinto grado, están dotadas de flecos natatorios y membranas interdigitales, que se disponen sobre unos miembros posteriores proporcionalmente grandes (Hershkovitz, 1955; Sierra de Soriano, 1965, 1969).

Según un modelo propuesto por Fish (1994b), la natación por propulsión de los miembros sería una estrategia de locomoción acuática primitiva, derivada de la marcha terrestre simétrica durante la caminata o el trote (Fish 1993a; Fish, 1996b). En el caso de *Holochilus*, que utiliza la propulsión de los miembros posteriores, consiste en una estrategia más especializada que la natación con los cuatro miembros, en la que se abandona el empleo de las manos para la natación (Fish, 1993b). En términos de gasto energético, esta estrategia sería menos eficiente que la natación debajo de la superficie por propulsión por ondulación del cuerpo (e.g., la empleada por cetáceos), debido a que el nado en superficie y el empleo de los miembros a modo de remo aumentan las fuerzas de roce. Sin embargo, a pesar de esto, sigue siendo una estrategia apropiada para animales que necesitan hacer uso tanto del medio acuático como del terrestre, como es el caso de los que explotan el sustrato semiacuático (Fish y Baudinette, 1999; Santori et al., 2008). Al fin y al cabo, las especies de *Holochilus* constituyen ejemplos de mamíferos anfibios (Massoia, 1976) y buena parte de sus vidas transcurre en medios palustres y riparios terrestres.

El modo de locomoción acuática bípedo alternado de los miembros posteriores exhibido por *Holochilus* corresponde a una estrategia ampliamente expandida entre los mamíferos que explotan el medio líquido, incluyendo otros sigmodontinos semiacuáticos (e.g., *Nectomys*, *Oryzomys*) como así también terrestres (e.g., *Cerradomys*, *Sigmodon*) [Esther et al., 1978; Santori et al., 2008, 2014]. Por fuera de la subfamilia Sigmodontinae, esta estrategia ha sido reportada para cricétidos arvicolinos (e.g., *O. zibethicus*; Fish, 1984), múridos (e.g., *Hydromys chrysogaster*; Fish y Baudinette, 1999; *Nilopegamys plumbeus*; Peterhans y Patterson, 1994) y el marsupial didélfido *Chironectes minimus* (Fish, 1993a), por solo citar algunos ejemplos. El hecho de que el modo de natación bípedo alternado sea exclusivo de los mamíferos con cierta tendencia semiacuática, evidencia que este tipo de comportamiento locomotor no sería un indicador de adaptación para la natación, al menos de manera aislada. Por lo tanto, además de este modo de locomoción acuática, los animales deben reunir otros requisitos que mejoren su desempeño en el medio acuático, como pueden ser algunas modificaciones anatómicas internas para mejorar la maniobrabilidad (e.g., musculares y óseas) y externas (e.g., membranas interdigitales, flecos natatorios) o la posibilidad de flotación (e.g., la adquisición de un pelaje impermeable).

Además del comportamiento y la flotabilidad, *H. vulpinus* exhibió un buen desempeño locomotor en el medio acuático, con una mayor velocidad promedio, mayor longitud de zancadas y menos frecuentes, respecto a otras especies de sigmodontinos

terrestres (e.g., *Cerradomys* [Santori et al., 2008]; *Sigmodon* [Esher et al., 1978]) y con valores más próximos a *Nectomys*, otro orizomino con adaptaciones para la natación (Santori et al., 2008; 2014). Finalmente, extendiendo la comparación de las variables de desempeño locomotor de *H. vulpinus* con grupos de mamíferos menos relacionados filogenéticamente, se repite el patrón de valores más a próximos a las especies con adaptaciones al sustrato semiacuático (e.g., *O. zibethicus*, 0,47m/s, 2.5 hz [Fish, 1984]; *C. minimus*, 0,45m/s, 1,6 hz [Fish, 1993b]). En la locomoción terrestre el incremento de la velocidad se da por un aumento de la frecuencia, longitud de zancada o de ambos (Santori et al., 2014). Sin embargo, en el modo de natación bípedo, como es el caso de *H. vulpinus* y otros mamíferos semiacuáticos (i.e. *N. squamipes*, *O. zibethicus*, *C. minimus*), el aumento de la velocidad está dado por zancadas más largas y menos frecuentes.

3.4.2. Interpretación funcional de los caracteres osteológicos y musculares de los miembros posteriores

La morfología de los huesos analizados (hueso innominado, fémur, tibia-fíbula) exhiben un patrón general típico de otros sigmodontinos. No obstante, algunas modificaciones observadas tendrían implicancias funcionales y dotarían de ciertas ventajas mecánicas para la locomoción en el sustrato semiacuático. A continuación se discute sobre estas estructuras y los músculos asociados.

A nivel de su musculatura, *H. vulpinus* no mostró diferencias notables con respecto a otros taxones relevados (e.g., *S. hispidus*, *O. palustris* [Rinker, 1954], *N. squamipes* (Stein, 1988)). Particularmente, resulta llamativo que en *H. vulpinus*, al igual que en *O. palustris*, el *M. gracilis parte caudal* está muy desarrollado y envuelve caudomedialmente al *M. semitendinosus*. El *M. gracilis parte caudal* actúa como aductor de la articulación de la cadera y flexor de la rodilla (Elfman, 1929; Smith y Savage, 1956). El hecho de que tanto *H. vulpinus* como *O. palustris* exhiban el mismo estado para este músculo podría responder a requerimientos funcionales ya que ambas especies hacen uso del sustrato semiacuático. Sin embargo, la función del *gracilis* en los movimientos que requiere la natación bípeda sería la misma que el desplazamiento terrestre, participando en la flexión de la pierna durante la fase de recuperación. Alternativamente, esta similitud morfológica podría estar explicada por una influencia filogenética, ya que ambas especies integran el clado D de la tribu Oryzomyini (Weksler, 2006).

El aspecto general robusto del hueso innominado y del fémur de *Holochilus* es razonable debido a que es considerado entre los representantes de mayor tamaño corporal de la tribu Oryzomyini (Pardiñas et al., 2013; Gonçalves et al., 2015). Por lo tanto, unos huesos robustos se hacen necesarios para soportar una mayor masa corporal y resistir el estrés aplicado por los músculos durante la locomoción (Samuel y Vanderburgh, 2008). Pero además de estar asociado al tamaño, en varios trabajos ecomorfológicos sobre roedores, la robustez también ha sido vinculada con especies adaptadas a la locomoción acuática (Samuel y Vanderburgh, 2008; García-Esponda y Candela, 2016).

En el hueso innominado, el ilion con un ala ancha y excavada se asocia con una mayor superficie para el origen del *gluteus medius*, que en conjunto con el *gluteus profundus* actúan en la extensión del fémur (Elfman, 1929; Carleton y Olson, 1999), otorgando sobre todo una mayor rapidez al final de la fase de propulsión (Smith y Savage, 1956). El mayor tamaño del *gluteus medius* en *Holochilus*, así como en otros mamíferos con preferencia de sustrato semiacuático (e.g., *Ondatra*, *Chironectes* [Stein, 1981; 1988]) es coherente con la osteología. El tubérculo femoral bien desarrollado en *Holochilus* constituiría un soporte estructural para la tracción generada por el *rectus femoris*, que junto con *vastus lateralis* funcionan como extensores de la tibia-fíbula (Carleton y Olson, 1999). Con respecto a esta estructura ósea, los ictiominos, que representan la única radiación dentro de los sigmodontinos con adaptaciones más extremas para la natación (Voss, 1988; Starret y Fidler, 1970), muestran un ala del ilion más delgada, indicando una menor área del origen de los músculos del grupo gluteal. Además, los ictiominos se distinguen de los demás sigmodontinos analizados por mostrar una tuberosidad isquiática prominente y una espina púbica expandida ventralmente. Sin embargo, debido al limitado muestreo de representantes a nivel de tribus dentro de Sigmodontinae, resulta difícil inferir si estas diferencias estructurales entre qué taxones se deberían a afinidades filogenéticas o si tendría alguna implicancia funcional asociada a la natación.

El fémur de *Holochilus* tampoco muestra características muy distintivas. Como se indicó anteriormente, la robustez estaría asociada al tamaño corporal, con *H. vulpinus* con un índice de robustez más similar a *Lundomys* y *Nectomys*, mientras que *H. chacarius* es más similar a las especies de tamaño mediano (Tabla 6). En este sentido, dentro de los sigmodontinos, los ictiominos son los únicos que muestran los fémures verdaderamente robustos, proporcionalmente cortos y anchos, además de valores más altos para los índices de robustez del fémur (IAE). A esto se suma que los

ictiominos también presentan valores altos en índice crural (IC) y el índice de longitud del pie (ILP) (Tabla 6) ambos índices son indicadores de longitud relativa de los elementos distales del miembro posterior. Elementos proximales cortos y distales proporcionalmente más largos son atributos característicos de otras especies de roedores con especialización al sustrato semiacuático (Samuel y Vanderburgh, 2008; García-Esponda y Candela, 2016). Un alargamiento de los pies contribuiría a aumentar la superficie del mismo, arrastrando una mayor masa de agua mejorando la propulsión. Del mismo modo, un acortamiento del fémur permitiría llevar la pierna a la posición donde inicia el ciclo locomotor más rápidamente (Voss, 1988; Samuel y Vanderburgh, 2008).

En *Holochilus* el trocánter mayor se encuentra más proximal en relación a la cabeza femoral. La altura relativa mayor de este trocánter implicaría un mayor brazo de palanca, tanto del *gluteus medius* como del *gluteus profundus*, lo que se traduciría en una extensión y abducción de la articulación coxofemoral al final de la fase de propulsión (Argot, 2002; Sargis, 2002). Candela y Picasso (2008) también reportan la posición más proximal del trocánter mayor para *Myocastor*, otro roedor semiacuático. En marsupiales didélfidos, el trocánter mayor más proximal es característico de las especies terrestres, en comparación con las arborícolas (Szalay y Sargis, 2001). La combinación de un trocánter mayor con una proyección más proximal que el centro de rotación (cabeza del fémur) y un ilion ancho se asocia a una extensión más poderosa de la articulación coxofemoral (Taylor, 1976). Tanto en *Holochilus* como en otras especies que se desplazan en el agua por propulsión con los miembros posteriores, esta combinación (ilion ancho + trocánter mayor más proximal) se traduciría en una ventaja al empujar la masa de agua en dirección posterior, sobre todo en la fase final de la propulsión, donde el animal extiende completamente los dígitos.

Para *Holochilus*, la fosa patelar (troclea) profunda, con bordes laterales prominentes, permitiría el movimiento rápido de la patela (tendón donde se insertan el *rectus femoris* y *vastus lateralis*), durante la extensión como la flexión de la rodilla, sin riesgo de un dislocamiento patelar (Anemone, 1993; Carleton y Olson, 1999). Además, una mayor profundidad de la porción distal del fémur, tanto en *Holochilus* (dado por valores más altos de índice IPE [Tabla 6]) como en los orizominos (e.g., *L. molitor*, *N. squamipes*, *O. palustris*) y el akodontino *S. aquaticus*, se traduce en un mayor brazo de palanca del *rectus femoris*, dado la mayor distancia entre el tendón donde se inserta este músculo y el centro de rotación de la rodilla (Anémone, 1993; Carleton y Olson, 1999).

El ACP de las medidas del fémur refleja parcialmente las descripciones de la morfología. El CP1 ordena a las especies el tamaño, principalmente por la longitud del trocánter mayor, que es la estructura en la que se inserta el grupo gluteal, responsable de la extensión del fémur (Carleton y Olson, 1999). El CP 2 separa a los ictiomínos y *O. palustris* de los demás taxones, caracterizados por un mayor tamaño de la cabeza del fémur (Figura 14). Al quitar el efecto del tamaño sobre el CP 1 se repite el patrón con los ictiomínos y *O. palustris* hacia un extremo, separados del resto. Sin embargo, sobre el CP 2 se logra agrupar orizomínos (e.g., *H. chacarius*, *H. vulpinus*, *L. molitor*, *N. squamipes*, *O. palustris*) y el akodontino *S. aquaticus*, principalmente por la longitud del trocánter mayor y la profundidad del epicóndilo distal del fémur.

Visualmente, la tibia de *Holochilus* muestra cierta robustez, dada por la extensión craneo-caudal de la cresta tibial en relación al resto de la estructura. Sin embargo, esta observación no se refleja en el índice (IRT), donde los valores de todos los taxones se encontraron ampliamente superpuestos. La cresta de la tibia es el lugar donde se insertan los músculos del grupo isquiotibial (*M. biceps femoris*, *semimembranosus* y *semitendinosus*), por lo tanto soportaría la tracción de estos músculos responsables de la flexión de la pierna (Carleton y Olson, 1993). Del mismo modo, la fosa caudal profunda presente en *Holochilus*, *Nectomys*, *Lundomys*, y en los ictiomínos proveería de una mayor área para el origen de la cabeza tibial del *tibialis anterior* y el *flexor digitorum fibularis*, ambos extensores y flexores de los pies, de importancia durante la zancada, principalmente para expandir las membranas interdigitales (Rinker, 1954; Carleton y Olson, 1999).

Los resultados expuestos en la presente tesis son concordantes con la clasificación de Starret y Fitler (1970) para los pequeños mamíferos que explotan el sustrato semiacuático. En dicho trabajo, proponen que, en líneas generales, el tipo de alimento y ambiente acuático constituirían factores importantes en el grado de adaptación de los mamíferos semiacuáticos. En este sentido, al analizar a los sigmodontinos, los mismos también podrían clasificarse en dos grupos de nadadores, ambos ecológicamente bien diferenciados: un grupo de nadadores que incluye a especies con una dieta mayormente herbívora (pero no exclusiva y quizás con un componente razonable de omnivoría), que habitan en regiones bajas y forrajean en zonas inundables, principalmente en los alrededores de cuerpos de agua con flujo lento a moderado. De este grupo formarían parte los orizomínos semiacuáticos del Clado D sensu Weksler (2006), es decir, *Holochilus*, *Lundomys*, *Nectomys* [Hershkovitz, 1944, 1955]. Las especies de *Nectomys* representarían un caso particular, debido su dieta

mayormente omnívora (quizás también *Lundomys*), incluyendo entre los ítems consumidos frutos, insectos e incluso pequeños peces (Ernest y Mares, 1986; Bergallo y Magnusson, 2002). Además, varios de los hábitats ocupados por *Nectomys* dentro de áreas boscosas son de aguas correntosas, cristalinas y turbulentas, sobre sustrato rocoso (Ernest y Mares, 1986; Cirignoli et al., 2011). Otra especie con rasgos externos especializados para el sustrato semiacuático es *Amphinectomys savamis*, del cual se conoce muy poco sobre su historia natural, pero juzgando por las pocas localidades de colecta, también estaría asociado a bosques húmedos del Amazonas Ecuatoriano y Peruano (Malygin et al., 1994; Medina et al., 2015; Chiquito y Percequillo, 2016). El segundo grupo de nadadores dentro de Sigmodontinae lo integran los miembros la tribu Ichthyomyini, que se especializan en una dieta carnívora que incluye crustáceos, insectos y peces pequeños, capturados mediante buceo activo y enérgico y habitan principalmente regiones montañosas (aunque también tierras bajas forestadas), donde obtienen sus presas en cursos de agua rápidos (Starret y Fitler, 1970; Voss, 1988).

Estas diferencias ecológicas están acompañadas por una serie de modificaciones en la morfología, acordes al nicho que explota cada uno de estos grupos. Por un lado, los nadadores orizominos generalmente tienen un mayor tamaño corporal (que en parte puede asociarse con una vinculación con la herbivoría), desarrollo de membranas interdigitales, flecos natatorios (Sierra de Soriano, 1965; 1969), impermeabilidad del pelaje (Santori et al., 2008) y unos miembros posteriores proporcionalmente grandes (Hershkovitz, 1955), con *Lundomys molitor* exhibiendo el mayor grado de especialización para la natación en este grupo (Sierra de Soriano, 1965; Carleton y Olson, 1999). Por otro lado, los nadadores ictiominos, que si bien comparten algunos rasgos con los nadadores orizominos (e.g., flecos natatorios, patas grandes y modificadas), en cuanto a tamaño corporal son entre pequeños y medianos (no superando los 140 g). Además, los miembros de este segundo grupo cuentan con especializaciones más extremas, como ser unas orejas muy reducidas o ausentes, vibrisas mistaciales rígidas y abundantes (que recuerdan aquellas de los pinípedos en algunos casos), y una configuración particular de los metatarsos, con la elongación de los elementos laterales, rasgos convergentes incluso con otros grupos filogenéticamente lejanos de mamíferos (e.g., sorícidos; véase el tratamiento amplio del tema en Voss, 1988).

Además, si bien ambos grupos ocurren en ambientes dulciacuícolas, tanto las características físicas de estos ambientes, así como las preferencias tróficas, son distintas. Los nadadores orizominos explotan principalmente la herbivoría, por lo tanto

también presentan adaptaciones para el procesamiento de este tipo de alimento de difícil digestión (e.g., molares con tendencia a la laminación e hipsodoncia; el ciego de grandes proporciones de *Holochilus*). En este grupo, cuyo alimento no es móvil, la natación representaría una estrategia para huir de predadores, dispersarse y forrajear en busca de alimento en este medio (Massoia, 1976; Stein, 1988; Fish, 1993b). Por otro lado, los ictiominos se especializan en la carnivoría y requieren toda una serie de estrategias y modificaciones anatómicas útiles para la búsqueda, detección y captura de las presas (Starret y Fitler, 1970; Voss, 1988). Esto no es menor, ya que el hecho de que el ítem alimenticio sea móvil conlleva una serie de requerimientos para la detección, persecución y captura de las presas muy distintas a las de una dieta herbívora (Starret y Fitler, 1979; Voss, 1988).

A estas diferencias se suman las características topográficas del terreno dónde se mueven estos dos grupos de nadadores. Mientras que los orizominos son más bien nadadores de zonas bajas, palustres, en dónde no corren típicamente aguas caudalosas (HersHKovitz, 1944; 1955; Barlow, 1969), los ictiominos en su mayoría explotan los cursos de agua de tierras altas, con mucho caudal (Starret y Fitler, 1979; Voss, 1988).

En cuanto al comportamiento, se tiene más información sobre el primer grupo. De estos roedores existen algunos trabajos que analizaron tanto la biomecánica, comportamiento natatorio, y desempeño locomotor durante la natación (e.g., *Oryzomys* [Esher et al., 1978], *Nectomys* [Santori et al., 2008; 2014]). Sobre el comportamiento de los ictiominos la información es más escasa, restringiéndose sólo a algunos trabajos sobre la historia natural, que incluyen notas anecdóticas, pero sin detallar movimientos y posturas durante su desplazamiento en el agua (Hooper, 1968). Por lo tanto, queda pendiente un examen más preciso para determinar si los integrantes de esta tribu se desplazan en la superficie del agua o si están especializados para el buceo. De alguna manera, esto último parece desprenderse de las pocas filmaciones disponibles¹. Este tipo de información se hace indispensable para confirmar las inferencias hechas a partir de la morfología.

Otro aspecto por el cuál destacan las especies de *Holochilus* es la hipsodoncia. *Holochilus*, al igual que otros géneros de sigmodontinos (e.g., *Andinomys*, *Chinchillula*, *Euneomys*, *Irenomys*, *Reithrodon*, *Sigmodon*) podrían considerarse hipsodontes debido a que presentan una corona relativamente alta. Por lo general, este rasgo es acompañado

1 En “Ecuador: Tierra de Volcanes”, documental sobre la fauna del páramo ecuatoriano, la filmación de un ejemplar de *Chibchanomys orcesi* procedente de la Meseta de Cajas, muestra buceo activo y enérgico con captura de pequeños peces en aguas turbulentas.

de una corona plana, tendencia a la simplificación (desaparición de estructuras) y laminación de las cúspides principales. A esto se suma la adquisición de un M3 hipertrofiado, contra el patrón genenal de los sigmodontinos en los que el M3 suele ser el diente más pequeño de la serie molar. Este conjunto de rasgos característicos de una dieta hervívora especializada en gramíneas, ha llevado a que por mucho tiempo se considerara a *Holochilus* junto a *Neotomys*, *Reithrodon* y *Sigmodon* como un grupo natural (“el grupo sigmodonte”), basado en la morfología convergente de los molares (Hershkovitz, 1955). Sin embargo, más que la especialización a la herbivoría en sí, *Holochilus* se destaca dentro de Sigmodontinae por tratarse de un taxón con especializaciones para la natación, pero con una dieta principalmente hervívora contra lo que ocurre en con otros roedores pequeños semiacuáticos (e.g., Ichthyomyini), que tienen una combinación de adaptaciones para la locomoción acuática, además de una serie de especializaciones para una dieta carnívora (Starret y Fidler, 1979; Voss, 1988).

La asignación de *Scapteromys* a la preferencia de sustrato semiacuática o cursorial es un tema controversial. Por un lado, los resultados tanto morfológicos como morfométricos de esta tesis, son concordantes con destacar la capacidad natatoria de estos roedores, aspecto también soportado por las informaciones de la historia natural (e.g., Massoia y Fornes, 1964; Hershkovitz, 1966). Sin embargo, otros aspectos morfológicos, como la calidad del pelaje, el desarrollo de garras, etc., parecen asociarse más con una estrategia de vida en ambientes riparios y de búsqueda de presas mediante la remoción de sedimento por excavación (Massoia y Fornes, 1964; Barlow, 1969). D. Voglino y el autor de esta tesis filmaron dos ejemplares de *S. aquaticus* liberados en un río, que mostraron una propulsión alternada de los miembros posteriores (los miembros anteriores no pudieron verse debido a la turbidez del agua), con el tronco en posición horizontal, la cabeza y dorso fuera del agua. Todos estos indicadores son indicios de flotabilidad, como una de las principales adaptaciones para la natación en superficie (Fish 1993b, Santori et al., 2008). Sin embargo, poseer capacidad natatoria, no necesariamente implica que un animal pase la mayor parte de su actividad diaria en el medio acuático.

Trabajos ecomorfológicos recientes, en los que también fueron incluidos ejemplares de *Holochilus* revelaron una serie de caracteres internos (e.g., óseos, sistema músculo-tendinoso) y externos (e.g., morfología de garras) comunes tanto para la preferencia de sustrato semiacuático como semifosorial (Carrizo et al., 2014a; 2014b; Coutinho et al., 2013; Coutinho y Oliveira, 2017), indicando que las morfologías de tales estructuras representarían ventajas mecánicas que cumplirían los requerimientos

para los movimientos realizados en ambos sustratos. En este sentido, el hecho de que *H. chacarius* y *H. vulpinus* no exhiban especializaciones conspicuas se enmarca en la hipótesis de que sigmodontinos contarían con una morfología general versátil (Carrizo et al., 2014a; 2014b; Coutinho et al., 2013; Coutinho y Oliveira, 2017; Maestri et al., 2017), que les permiten adaptarse a una amplia variedad de sustratos. Alternativamente, la ausencia de grandes adaptaciones podría tener una explicación de índole temporal (Pardiñas et al., 2017). Mediante marcadores moleculares, se estima que la radiación de los sigmodontinos tuvo un origen relativamente reciente (~12 Ma; Parada et al., 2013, 2015; Leite et al., 2013; Steppan y Schenk, 2017) en comparación a otros grupos de roedores sudamericanos (e.g., Caviioidea; ~ 32 Ma; Upham y Patterson, 2015) y no lograron una diferenciación morfológica sustantiva que acompañara la diversidad de especies. Sin embargo, el caso de la especialización de los ictiominos, invita a una exploración más detenida de este tópico.

Un hecho que no es menor es que una parte importante de la variación morfológica esté explicada por la filogenia (Carrizo et al., 2014a). Por lo tanto, en futuros estudios se hace necesario determinar de forma cuantitativa cuánto de esta variabilidad está dada por señal filogenética (Morgan y Álvarez, 2013). Además, se podría utilizar un enfoque alternativo que consistiría en evaluar a los miembros anteriores y posteriores como unidades funcionales diferenciadas, en especial para estos taxones que exhiben comportamientos y adaptaciones para distintas preferencias de sustrato (e.g., semiacuático, semifosorial, arborícola). Desde este enfoque, entendiendo a miembros anteriores y posteriores como grupos funcionales independientes para actividades específicas (e.g., forrajeo en el suelo, miembros anteriores; locomoción semuiacuática, miembros posteriores) con especializaciones adaptativas singulares, tal como ocurre en varios grupos de primates no humanos (Ashton y Oxnard, 1964; Oxnard, 1991), quizás se podría avanzar en la exploración de estos aspectos.

Capítulo 4. Conclusiones generales

En los esquemas taxonómicos vigentes, basados principalmente en datos morfológicos cualitativos, se habían reconocido dos agrupamientos mayores para el género *Holochilus*, referidos como los grupos *brasiliensis* y *sciureus*. Hasta la década de 1980, la delimitación de especies dentro de cada grupo estuvo basada principalmente en coloración, algunos rasgos de la anatomía cráneo-dentaria y algunos parámetros métricos (e.g., longitud de la pata). De esta forma, se había considerado al género como integrado entre diez especies (Gyldenstolpe, 1932) o dos (e.g., Hershkovitz, 1955; pero nótese que este autor consideraba a *H. magnus*), pasando por situaciones intermedias (como cuatro especies para Massoia, 1976, 1981). Con el desarrollo de las técnicas citogenéticas, el panorama de algunas formas nominales comenzó a clarificarse (e.g., *H. chacarius*, *H. vulpinus*), a la vez que empezó a reconocerse cierta diversidad oculta dentro del género. El esquema contemporáneo, fundamentado en una suerte de “taxonomía integrativa” (i.e., la conjunción de evidencias morfológicas, cariotípicas y moleculares), contempla el reconocimiento de seis especies (Gonçalves et al. 2015; D’Elía et al., 2015; Salazar-Bravo, 2017).

La información generada en esta tesis, con evidente énfasis en aspectos morfogeométricos del cráneo y mandíbula, apoyan parcialmente el arreglo propuesto por Gonçalves et al. (2015), reconociéndose como especies válidas a *H. brasiliensis*, *H. chacarius*, *H. lagigliai*, *H. venezuelae* y *H. vulpinus*. A su vez, los resultados apoyan la división de *H. sciureus* en más de una entidad, para las que estarían disponibles los nombres de *H. sciureus* (con poblaciones en el centro y nordeste de Brasil) y *H. nanus* (con poblaciones distribuidas a lo largo de la cuenca del Amazonas). En este sentido, los análisis morfogeométricos parecen ser una herramienta adecuada para reflejar la diversidad críptica dentro de *Holochilus*, no destacada previamente por los análisis morfológicos tradicionales basados mayoritariamente en rasgos cualitativos. Al menos parcialmente, se pudo registrar una correspondencia relativamente ajustada entre los datos morfogeométricos (esta tesis), cariotípicos (Gonçalves et al., 2015 y las referencias allí contenidas) y moleculares (D’Elía et al., 2015). Esta situación no es del todo novedosa, ya que hay numerosos antecedentes en la bibliografía en los que especies morfológicamente crípticas pudieron ser diferenciadas mediante técnicas estadísticas multivariadas, ya sea basada en datos lineales (e.g., *Aegialomys*; Prado y

Percequillo, 2018) o morfogeométricos (e.g., *Calomys*, Martínez et al., 2016; *Graomys*, Martínez y Dicola, 2011).

Las distintas líneas de evidencias discutidas previamente sugieren que *Holochilus* se estructura en al menos dos linajes robustamente soportados. Actualmente, para ambos clados aplica la denominación informal de “grupo”. Sin embargo, denominaciones tales como “grupo”, “sección” o “complejo” tienen la desventaja de no ser claras respecto a la relación jerárquica de los organismos que contienen, además de que no están reguladas por el código de nomenclatura zoológica (Voss, 2014; Teta, 2018). Una solución apropiada para el caso sería la utilización de subgéneros (los nombres *Holochilus* y *Holochilomys* están disponibles, llegado el caso), que además de mantener la formalidad de la nomenclatura, facilitaría la comunicación entre científicos y la recuperación de información filogenética (Voss, 2014; Teta, 2018). Además, el uso de subgéneros es una práctica que ha sido retomada por varios trabajos recientes (Voss, 2014; Teta et al., 2017; Garbino y Martins-Junior, 2017), aunque, en rigor de verdad, no es ni novedosa ni olvidada en taxonomía de roedores cricétidos². Como única objeción para realizar un planteo formal al respecto, se puede argumentar que aún no es clara la situación de *H. lagigilai*. En efecto, las evidencias morfológicas, que son las únicas disponibles para este taxon, no ofrecen ninguna certeza sobre si esta especie pertenece a uno de esos dos grupos o, incluso, si correspondería incluirla en su propio subgénero. Por lo pronto, preferimos no innovar, a la espera de nuevas evidencias que permitan zanjar esta cuestión. En este contexto, uno no puede dejar de contemplar las diferencias globales que manifiesta la morfología conocida de *H. lagigilai*, que incluso pueden comprometer su posición genérica aceptada (Pardiñas et al., 2013; Fernández et al., 2017). Rasgos como la longitud de la cola, el tamaño de los molares y, más aún, la morfología de estos, sumado a la singularidad geográfica de esta especie, podrían estar sugiriendo que se necesita un nuevo género para ubicar a *H. lagigilai*. Una posición más extrema sería considerar que es necesario establecer géneros, en lugar de subgéneros, también para los grupos morfológicos reconocidos actualmente en *Holochilus*. Este punto de vista, aunque podría ser enmarcado en lo que actualmente se denomina “inflación taxonómica”, bien podría ser operativo para jerarquizar las diferencias que estos clados presentan.

2 Contra lo que transpira el breve análisis efectuado por Teta (2018), los subgéneros son vigentes en las diferentes subfamilias de Cricetidae. Contrario sensu, quizás el único grupo de muroideos donde habían sido parcialmente erradicados, es en Sigmodontinae.

En esta tesis se evaluaron, por primera vez en la historia del conocimiento del género, el comportamiento y los rasgos morfológicos internos de *Holochilus*, desde la perspectiva del uso del sustrato semiacuático. El modelo para explorar distintos aspectos de la locomoción fue *H. vulpinus*, que a nivel de comportamiento demostró un excelente desempeño durante la natación y dentro de los parámetros esperados para una especie fuertemente adaptada para la vida semiacuática. A su vez, esta especie mostró movimientos y variables de desempeño locomotor (e.g., velocidad, frecuencia de zancada) más próximas a otros mamíferos de vida semiacuática, que a especies filogenéticamente cercanas, pero con preferencia de sustrato terrestre (i.e., otros orizominos). Del mismo modo, los rasgos morfológicos internos, aunque algo más sutiles, exhibieron cierta tendencia a la especialización, en particular a nivel óseo (e.g., profundidad la porción distal de fémur) y biomecánico. Un punto que queda parcialmente pendiente es repetir estos análisis en algún representante del grupo *sciureus*, como podría ser *H. chacarius*, una especie reputada como más terrestre que aquellas del grupo *brasiliensis*.

Aún cuando se trata de un mamífero estrechamente vinculado con el medio acuático, no se encontraron mayores coincidencias entre los límites de distribución de las distintas especies de *Holochilus* y los límites de las cuencas hidrográficas neotropicales. Esta situación tampoco resulta inesperada, ya que otros mamíferos relacionados con el medio acuático exhiben la misma incongruencia. Al menos en el caso de los roedores pequeños, el hecho de que estas especies experimenten una especialización hacia el medio acuático no impide que se hayan dispersado sobre otros sustratos.

Una datación de la filogenia de *Holochilus*, basada en datos moleculares, sugiere el origen del género, así como de los principales eventos de cladogénesis dentro de sus grupos, hacia el límite Plioceno-Pleistoceno. Durante este segmento temporal, el subcontinente sudamericano experimentó una serie de eventos geológicos y climáticos que configuraron el paisaje actual (e.g., orogénesis andina, fluctuaciones climáticas trascendentes como los ciclos glaciales). Por el momento, preferimos no vincular los eventos de cladogénesis con situaciones geológicas y/o climáticas particulares, a la espera de datos moleculares adicionales y filogenias mejor calibradas (en este sentido, resultarán cruciales los estudios de las numerosas formas fósiles asociadas con *Holochilus*, incluyendo *Noronhomys*, *Reigomys* y *Carletonomys*).

Esta tesis representa el mayor relevamiento de datos sobre el género *Holochilus* desde la revisión efectuada por Hershkovitz (1955) y los estudios de Massoia (1976,

1981), con un amplio muestreo, abarcando la totalidad del área de distribución de las especies del género. Sin embargo, el hecho de que en la mayoría de las localidades las muestras consistieron en uno o unos pocos ejemplares, limitó las posibilidades de una resolución de grano más fino, especialmente de la variación geográfica a nivel intraespecífico. Por lo tanto, para enfrentar la problemática de los límites de especies se optó por consolidar muestras pequeñas en grupos geográficos, bajo el criterio de cercanía espacial y ausencia de barreras geográficas. Sería deseable que esfuerzos futuros se enfocaran en la inclusión de ejemplares de colecciones mastozoológicas de Colombia, Perú y Venezuela, con el objetivo de cubrir algunos vacíos geográficos, definir mejor los límites de distribución entre especies y explorar la variación morfológica en zonas de contacto entre las mismas. Finalmente, se hace necesaria la incorporación de nuevos especímenes en las filogenias basadas en marcadores moleculares, tanto a partir de nuevos animales colectados en el campo, como de ADN antiguo a partir de ejemplares en colecciones (e.g., en el caso de *H. lagigliai*). Solo de esta forma se podrá tener una idea más clara de las relaciones filogenéticas entre especies, sus patrones filogeográficos y del papel de los cursos de agua y otros accidentes geográficos en los procesos de diversificación de este género.

Capítulo 5. Bibliografía

- Abell R., M.L. Thieme, C. Revenga, M. Bryer, M. Kottelat , N. Bogutskaya, B. Coad , N. Mandrak, S.C. Balderas, W. Bussing, M.L.J. Stiassny, P. Skelton, G.R. Allen, P. Unmack, A. Naseka, N. Rebbecca, N. Sindorf, J. Robertson, E. Armijo, J.V. Higgins, T.J. Heibel, E. Wikramanayake, D. Olson, H.L. López , R.E. Reis, J.G. Lundberg , M.H.S. Pérez, y P. Petry. 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58: 403–414.
- Aguilera M., y A. Pérez-Zapata. 1989. Cariología de *Holochilus venezuelae* (Rodentia, Cricetidae). *Acta científica venezolana, Genética* 40: 198–207.
- Aguilera M., A. Pérez-Zapata, N. Sanginés, y A. Martino. 1993. Citogenética evolutiva en dos géneros de roedores suramericanos: *Holochilus* y *Proechimys*. *Boletín de la Sociedad de Zoología de Uruguay* 8: 49–61.
- Argot C. 2002. Functional-adaptive analysis of the hind limb anatomy of extant marsupials and the paleobiology of the Paleocene marsupials *Mayulestes ferox* and *Pucadelphys andinus*. *Journal of Morphology* 253:76–108.
- Allen, J.A. 1904. New mammals from Venezuela and Colombia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 20: 327–335.
- Albert J.S., y R.E Reis (eds). 2011. *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press.
- Anderson S. 1997. Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 231: 1–652.
- Antonelli A., A. Zizka, F.A. Carvalho, R. Scharn, C.D. Bacon, D. Silvestro, F.L. Condamine. 2018. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 115.
- Baker R. J., B.F. Koop, y M.W. Haiduk. 1983. Resolving systematic relationships with G-bands: a study of five genera of South American cricetine rodents. *Systematic Zoology* 32: 403–416.
- Barlow J.C. 1969. Observations on the biology of rodents in Uruguay. *Life Sciences Contributions Royal Ontario Museum* 75: 1–59.
- Barreto G.R., y S. García-Rangel. 2005. *Holochilus sciureus*. *Mammalian Species* 780: 1–5

- Brandt J.F., 1835. *Mammalium rodentium exoticorum novorum vel minus rite cognitorum Musei Academici Zoologici, descriptiones et icones. Sectio I. Hystricum, quae in museo academico Servantur Generum atque specierum illustrationes*, pp. 357-425, pls. 1-10. *Sectio II. Sciuri langsdorffii, Muris leucogastri, Muris anguyae, Hypudaei guiara et Criceti fuscati illustrationes*, pp. 425-436, pls. 11-15. *Sectio III. Caviae leucopygae et Caviae flavidentis descriptio*. pp. 436-442, pls. 16-17. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint Pétersbourg, série 6, Sciences Mathématiques, Physiques et Naturelles, Tome 3 (pt. 2): 357-442.*
- Brandt J. F. 1855. Beiträge zur nähern Kenntniss der Säugethiere Russland's. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint-Pétersbourg, series 6, 7:1–365.*
- Brandão M.V., y F.O. Nascimento. 2015. On the occurrence of *Holochilus chacarius* (Cricetidae: Sigmodontinae) in Brazil, with taxonomic notes on *Holochilus* species. *Papéis Avulsos de Zoologia* 55: 47–67.
- Brants A. 1827. Het Geslacht der Muizen door Linnaeus opgesteld, Volgens de Tegenswoordige toestand der Wetenschap in Familien, Geslachten en Soorten verdeeld. Berlyn [Berlin]: Gedrukt ter Akademische Boekdrukkery, xii + 190 pp.
- Brown D. 2009. Tracker Video Analysis and Modeling Tool (Version 4.92). <http://physlets.org/tracker/>
- Bookstein F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press, New York.
- Bock W.J., y G. von Wahlert. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution* 19: 269–299.
- Bock W.J. 1994. Concepts and methods in ecomorphology. *Journal of Biosciences* 4: 403–413.
- Cabrera A. 1961. Catálogo de los mamíferos de América del Sur. Parte II. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” Ciencias Zoológicas* 4: 309–732.
- Campbell K.E. Jr, C.D. Frailey, L. Romero-Pittman. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, Late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239: 166–219.
- Candela A.M., y M. Picasso. 2008. Functional anatomy of the limbs of Erethizontidae (Rodentia, Caviomorpha): indicators of locomotor behavior in Miocene porcupines. *Journal of Morphology* 269: 552–593.

- Cardini A., A.U. Jansson, y S. Elton. 2007. A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. *Journal of Biogeography* 34: 1663–1678.
- Carleton M.D., y S.L. Olson. 1999. Amerigo Vespucci and the Rat of Fernando de Noronha: a new genus and species of Rodentia (Muridae: Sigmodontinae) from a volcanic island off Brazil's continental shelf. *American Museum Novitates* 3256: 1–59.
- Carvalho T.P, y J.S. Albert, 2011. The Amazon-Paraguay Divide. Pp.193-202. En: *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (Albert J. S. y R.E Reis ,eds.), University of California Press.
- Cazzaniga N.J. 2010. El género de los géneros: una guía para formar y coordinar nombres científicos en zoología. Primera Edición: Editorial de la Universidad Nacional del Sur. Ediuns, Buenos Aires
- Coutinho L.C., J.A. Oliveira, y L.M. Pessoa. 2013. Morphological variation in the appendicular skeleton of Atlantic forest sigmodontine rodents. *Journal of Morphology* 274: 779–792.
- Coutinho L.C, y J.A. Oliveira. 2017. Relating appendicular skeletal variation of sigmodontine rodents to locomotion modes in a phylogenetic context. *Journal of Anatomy* 231: 543–567.
- Carrizo L.V., M.J. Tulli, y V. Abdala. 2014a. An ecomorphological analysis of forelimb musculo-tendinous system in sigmodontine rodents (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 95: 843–854.
- Carrizo L.V., M.J. Tulli, y D.A. Dos Santos. 2014b. Interplay between postcranial and locomotor types in Neotropical sigmodontine rodents. *Journal of Anatomy* 224: 469–481.
- Centeno-Cuadros A., J. Román, M. Delibes, y J.A. Godoy. 2011. Prisoners in their habitat? Generalist dispersal by habitat specialists: a case study in southern water vole (*Arvicola sapidus*). *PlosOne* 6:e24613.
- Chiquito E. 2015. Sistemática do genero *Nectomys* Peters, 1861 (Cricetidae: Sigmodontinae). Tesis de doctorado no publicada. Escola Superior de Agricultura “Luis De Queros” Centro de Energia Nuclear na Agricultura, Universidade de São Paulo, Brasil.
- Chiquito E. y A.R. Percequillo. 2016. On the rare species *Amphinectomys savamis* Malygin 1994 (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae): new record and morphological considerations. *Mammalia* 81: 531–536.

- Cirignoli S., Galliari C., Pardiñas U.F.J., Podestá D., y Abramson, R. 2011. Mamíferos de la Reserva Valle del Cuña Pirú, Misiones, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 18: 25–43.
- Cordeiro-Estrela P., M. Baylac, C. Denys, y J. Marinho-Filho. 2006. Interspecific patterns of skull variation between sympatric Brazilian vesper mice: geometric morphometric assessment. *Journal of Mammalogy* 87: 1270–1279.
- Dadapicolla J. 2014. Papel da hidrografia e do clima na estrutura genética do roedor semiaquático *Nectomys squamipes*. Tesis de maestria no publicada. Centro de Ciencias Humanas e Naturais. Programa de pos-graduacao em ciencias biológicas. Universidade Federal do Espírito Santo, Espírito Santo, Brasil.
- Dadapicolla J., y Y.L.R. Leite. 2018. Historical connections among river basins and climatic changes explain the biogeographic history of a water rat. *PeerJ* 6:e5333.
- Dantas S.M., J.D. Weckstein, J.M. Bates, N.K. Krabbe, C.D. Cadena, M.B. Robbins, E. Valderrama, y A. Aleixo. 2015. Molecular systematics of the new world screech-owls (*Megascops*: Aves, Strigidae): biogeographic and taxonomic implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94: 626–634.
- D'Elía G. 2003. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics* 19: 307–323.
- D'Elía G., U.F.J. Pardiñas, P. Teta y J.L. Patton. 2007. Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana* 71: 187–194.
- D'Elía G., J.D. Hanson, M.R. Mauldin, P. Teta, y U.F.J. Pardiñas. 2015. Molecular systematics of South American marsh rats of the genus *Holochilus* (Muroidea, Cricetidae, Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 43: 1–14.
- Desmarest A.G., 1819. Le Rat du Brésil, *Mus brasiliensis*, Geoffr. Ein : Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle, appliquée aux art, principalement à l'agriculture et à l'economie rurale et domestique, à la médecine, etc. Par une société de naturalists et d'agriculteurs, 62. Nouv. éd. Paris: Deterville, 29:1-576.
- Drummond A.J., M.A. Suchard, D. Xie y A. Rambaut. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 *Molecular Biology And Evolution* 29: 1969–1973.
- Dunnum J.L., y J. Salazar-Bravo. 2010. Molecular systematics, taxonomy and biogeography of the genus *Cavia* (Rodentia: Caviidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolution Research* 48: 376–378.

- Ellerman J.R. 1941. The families and genera of living rodents. Volume II. Family Muridae. British Museum, Natural History, London.
- Elftman H.O. 1929. Functional adaptations of the pelvis in marsupials. Bulletin of the American Museum of Natural History 58: 189–232.
- Elissamburu A. y S.F. Vizcaíno. 2004. Limb proportions and adaptations in caviomorph rodents (Rodentia: Caviomorpha). Journal of Zoology (London) 262: 145–159.
- Ernest K.A. 1986. *Nectomys squamipes*.. Mammalian Species 265:1–5..
- Esher R.J., J.L. Wolfe, y J.N. L ayne. 1978. Swimming behavior of rice rats (*Oryzomys palustris*) and cotton rats (*Sigmodon hispidus*). Journal of Mammalogy 59: 551–558.
- Fernandes F.A., R. Fornel, P. Cordeiro-Estrela, y T.R.O. Freitas. 2009. Intra- and interspecific skull variation in two sister species of the subterranean rodent genus *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae): coupling geometric morphometrics and chromosomal polymorphism. Zoological Journal of the Linnean Society 155: 220–237.
- Fernández F.J., J.C. Torres, M. Tammone, J.M. López, y U.F.J. Pardiñas. 2017. New data on the endemic cricetid rodent *Holochilus lagigliai* from central-western Argentina: fossil record and potential distribution. Mammalia 85: 621–625.
- Fish F.E. 1984. Mechanics, power output and efficiency of the swimming muskrat (*Ondatra zibethicus*). Journal of Experimental Biology 110: 183–201.
- Fish F.E. 1993a. Influence of hydrodynamic design and propulsive mode on mammalian swimming energetics. Australian Journal of Zoology 42: 79–101.
- Fish F.E. 1993b. Comparison of swimming kinematics between terrestrial and semiaquatic opossums. Journal of Mammalogy 74: 275–284.
- Fish F.E. 1996a. Measurement of swimming kinematics in small terrestrial mammals. Pp. 171–188. En: Measuring movement and locomotion: from invertebrates to humans (K.-P. Ossenkopp, M. Kavaliers, y P. R. Sanberg, eds.), Springer, New York.
- Fish F.E. 1996b. Transitions from drag-based to lift-based propulsion in mammalian swimming. American Zoologist 36: 628–641.
- Fish F.E., y R.V. Baudinette. 1999. Energetics of locomotion by the Australian water rat (*Hydromys chrysogaster*): a comparison of swimming and running in a semi-aquatic mammal. Journal of Experimental Biology 202: 353–363.

- Fish F.E., y B.R. Stein. 1991. Functional correlates of differences in bone density among terrestrial and aquatic genera in the family Mustelidae (Mammalia). *Zoomorphology* 110: 339–345.
- Fish F.E., J.S. Meltoys, R.V. Baudinette, y P.S. Reynolds. 2002. Fur does not fly, it floats: buoyancy of pelage in semi-aquatic mammals. *Aquatic Mammals* 28: 103–112.
- Freitas T.R.O., M.S. Mattevi, L.F.B. Oliveira, M.J. Souza, Y. Yonenaga-Yassuda, y F.M. Salsano. 1983. Chromosome relationships in three representatives of the genus *Holochilus* (Rodentia, Cricetidae) from Brazil. *Genetica* 461: 7–20.
- Formoso A.E., D.E. Udrizar-Sauthier, y U. F. J. Pardiñas. 2010. Mammalia, Rodentia, Sigmodontinae, *Holochilus brasiliensis* (Desmarest, 1819): distribution extention. *Check List* 6: 195–197.
- Galliari C.A., U.F.J. Pardiñas. 2000. Taxonomy and distribution of the sigmodontine rodents of genus *Necomys* in central Argentina and Uruguay. *Acta Theriologica* 45(2): 211–232.
- García-Esponda C.M., y A.M. Candela. 2010. Anatomy of the hind-limb musculature in the cursorial caviomorph *Dasyprocta azarae* Lichtenstein, 1823 (Rodentia, Dasyproctidae): Functional and evolutionary significance. *Mammalia* 74, 407–422.
- García-Esponda C.M., y A.M. Candela. 2016. Hindlimb musculature of the largest living rodent *Hydrochoerus hydrochaeris* (Caviomorpha): Adaptations to semiaquatic and terrestrial styles of life. *Journal of Morphology* 277, 286–305.
- Gardner, A.L., y J.L. Patton. 1976. Karyotypic variation in oryzomyine rodents (Cricetinae) with comments on chromosomal evolution in the Neotropical cricetine complex. *Occasional Papers Museum of Zoology., Louisiana State University* 49: 48pp.
- Gómez J.M.D. 2012. Estimating Ancestral Ranges: Testing Methods with a Clade of Neotropical Lizards (Iguania: Liolaemidae) *Plos One* 6 (10): e26412.
- Gyldenstolpe N. 1932. A manual of Neotropical sigmodont rodents. *Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, Stockholm, ser. 3, band 11:1–164.*
- Gonçalves, P.R., P. Teta, y C.R. Bonvicino. 2015. Genus *Holochilus*. Pp. 325–335. En: *Mammals of South America. Volume 2 - Rodents* (J.L. Patton, Pardiñas U.F.J. y G.D'Elía, eds.), University of Chicago Press.
- Hammer Ø., D.A.T. Harper, y P.D. Ryan. 2011. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.

- Hanson J.D. 2008. Molecular phylogenetics of the Tribe Oryzomyini: does a multigene approach help resolve a systematic condrum?. Tesis de doctorado no publicada. Texas Tech University, Texas, Estados Unidos.
- Hershkovitz P. 1944. Systematic review of the Neotropical water rats of the genus *Nectomys* (Cricetinae). Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan 58: 1–101.
- Hershkovitz P. 1948. Mammals of Northern Colombia. Preliminary report no. 3: water rats (genus *Nectomys*), with supplemental notes on related forms. Proceedings of the United States National Museum 98: 49–56.
- Hershkovitz P., 1955. South American marsh rats genus *Holochilus*, with a summary of sigmodont rodents. Fieldiana: Zoology 37: 639–673.
- Hershkovitz P., 1960. Mammals of northern Colombia. Preliminary report n° 8: arboreal rice rats, a systematic revision of the subgenus *Oecomys*, genus *Oryzomys*. Proceedings of the United States National Museum 110: 513–568.
- Hershkovitz P. 1962. Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae), with special reference to the phyllotine group. Fieldiana: Zoology 46: 1–524.
- Hill J.E. 1937. Morphology of the pocket gopher mammalian genus *Thomomys*. University of California Publications in Zoology. 42: 81–172.
- Hooper E.T., y G.G. Musser. 1964. The glans penis in Neotropical cricetines (family Muridae) with comments on classification of muroid rodents. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan 123: 1–57.
- Hoorn C., F.P. Wesselingh, H. ter Steege, M.A. Bermudez, A. Mora, J. Sevink, I. Sanmartín, A. Sanchez-Meseguer, C.L. Anderson, J.P. Figueiredo, C. Jaramillo, D. Riff, F.R. Negri, H. Hooghiemstra, J. Lundberg, T. Stadler, T. Särkinen, y A. Antonelli. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. Science 330:927-931
- Howell A.B. 1926. Anatomy of the Wood Rat. Williams and Wilkins Company, Baltimore, Maryland.
- Howell A.B. 1930. Aquatic Mammals. Springfield and Baltimore: Charles C Thomas Publisher.
- ICZN. 1999. International Code of Zoological Nomenclature. 4th ed. London: The International Trust for Zoological Nomenclature.
- Jenkins F.A. Jr. 1973. The functional anatomy and evolution of the mammalian humero-ulnar articulation. American Journal of Anatomy 137: 281–298.

- Prado J.R. y A.R. Percequillo. 2017. Systematic studies of the genus *Aegialomys* Weksler et al., 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae): Geographic variation, species delimitation, and biogeography. *Journal of Mammalian Evolution* 25: 71–118.
- Klingener D. 1964. The comparative myology of four dipodoid rodents (Genera *Zapus*, *Napaeozapus*, *Sicista*, and *Jaculus*). *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 124: 1–100.
- Klingenberg C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353–357.
- Klingenberg C.P. 2016. Size, shape and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution* 226:113–137.
- Kumar S., G. Stecher, and K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 7.0 for Bigger Datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33(7) : 1870–1874.
- Larkin M.A., G. Blackshields, N.P. Brown, R. Chenna, P.A. McGettigan, H. McWilliam, F. Valentin, I.M. Wallace, A. Wilm, R. Lopez, J.D. Thompson, T.J.Gibson, y D.G. Higgins. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, 23: 2947–2948.
- Laurence S., M.J. Smith, y A.I. Schulte-Hostedde. 2013. Effects of structural connectivity on fine scale population genetic structure of muskrat, *Ondatra zibethicus*. *Ecology and Evolution* 3: 3524–3535.
- Leite R.N., S. Kolokotronis, F.C. Almeida, F.P. Werneck, D.S. Rogers, y M. Weksler. 2014. In the Wake of Invasion: Tracing the Historical Biogeography of the South American Cricetid Radiation (Rodentia, Sigmodontinae). *Plos One* 9(6) : e100687.
- Lichtenstein H., 1830. Darstellungen neuer oder wenig bekannte Säugethiere Abbildungen und Beschreibungen von fünf und sechzig Arten und fünfzig colorirten Steindrucktafeln nach den Originalen des Zoologischen Museum der Universität zu Berlin. Berlin: C. G. Luderitz, unpaginated text belonging to 50 plates. [Lichtenstein's *Darstellungen* fue publicado en partes desde 1827 a 1834]
- Lisiecki L.E., y M.E. Raymo. 2007. Plio–Pleistocene climate evolution: trends and transitions in glacial cycle dynamics. *Quaternary Science Reviews* 26: 56–69-
- Linares O. 1998. Mamíferos de Venezuela. Sociedad Conservationista Audubon de Venezuela, Caracas.

- Leite N.R. y D.S. Rogers. 2013. Revisiting Amazonian phylogeography: insights into diversification hypotheses and novel perspectives. *Organism, Diversity and Evolution*. 13: 639–664.
- Lujan N. K., y J.W. Armbruster. 2011. Geological and hydrological history of the Guyana Shield and historical biogeography of its fishes. Pp. 211-224. En: *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes* (J.A. Albert y R. E. Reis, eds.), University of California Press.
- Lunt D., P.J. Valdes, A. Haywood, y I.C. Rutt. 2007. Closure of the Panama Seaway during the Pliocene: implications for climate and Northern Hemisphere glaciation. *Climate Dynamics* 30: 1–18.
- Machado L.F., Y.L.R. Leite, A.U. Christoff, y L.G. Giugliano. 2013. Phylogeny and biogeography of tetralophodont rodents of the tribe Oryzomyini (Cricetidae: Sigmodontinae). *Zoologica Scripta*. 43: 119–130.
- Malygin, V. M., V. M. Aniskin, S. I. Isaev, y A. N. Milishnikov. 1994. *Amphinectomys savamis* Malygin gen. et. sp. n., a new genus and a new species of water rat (Cricetidae, Rodentia) from Peruvian Amazonia. *Zoologicheskii Zhurnal* 73: 195– 208.
- Malygin, V.M., y M. Rosmiarek. 1996. Comparative analysis of male reproductive system and spermatozoa in cricetines from Peruvian Amazonia with special reference to their taxonomy and relationships. *Zoologicheskii Zhurnal* 75: 1234–1247.
- Mantel N. 1967. The detection of disease clustering and generalized regression. *Cancer Research* 27(2): 209–220.
- Marshall L.G., S.D. Webb, J.J. Sepkoski, y D.M. Raup. 1982. Mammalian evolution and the great american interchange. *Science* 215: 1351–1357
- Massoia E., y A. Fornes. 1964. Notas sobre el género *Scapteromys* (Rodentia-Cricetidae). I. sistemática, distribución geográfica y rasgos etoecológicos de *Scapteromys tumidus* (Waterhouse). *Physis* 24: 279–297.
- Massoia E. 1971a. Caracteres y rasgos bioecológicos de *Holochilus brasiliensis chacarius* Thomas (“rata nutria”) de la provincia de Formosa y comparaciones con *Holochilus brasiliensis vulpinus* (Brants) (Mammalia, Rodentia, Cricetidae). *Revista de Investigaciones Agropecuarias, INTA, ser. 1, Biología y Producción Animal* 8:13–40.

- Massoia E. 1971b. Las ratas nutrias argentinas del género *Holochilus* descritas como *Mus brazilienisis* por Waterhouse (Mammalia-Rodentia-Cricetidae). Revista de Investigaciones Agropecuaria, INTA, ser. 4, Patología Animal 3(5): 141–148.
- Massoia E. 1976. Mammalia.Pp. 1–44. En: Fauna de agua dulce de la República Argentina (R. Ringuelet, ed.), FECIC, Buenos Aires.
- Massoia E. 1981. El estado sistemático y zoogeografía de *Mus brasiliensis* Desmarest y *Holochilus sciureus* Wagner (Mammalia – Rodentia – Cricetidae). Physis 39: 31–34.
- Mayr E. 1963. Animal species and evolution. Cambridge: The Belknap Press.
- Medina C.E., E. López, K. Pino, A. Pari, y H. Zeballos. 2015. Biodiversidad de la zona reservada Sierra del Divisor (Perú): una visión desde los mamíferos pequeños. Revista peruana de biología 22: 199–2012.
- Miller L.M., y S. Anderson. 1977. Bodily proportions of Uruguayan Myomorph Rodents. American Museum Novitates 2615: 1–10.
- Mora A., P. Baby, W. Hermoza, S. Brusset, M. Parra, M. Roddaz, N. Espurt, E.R. Sobel, y M.R. Strecker. 2010. Tectonic history of the Andes and Sub-Andean zones: Implications for Neogene Amazonia. Pp.38–60. En: Amazonia, Landscape and Species Evolution (C. Hoorn y F.P. Wesselingh, eds.), Oxford, UK: Blackwell Publishing.
- Morrison-Scott T.C.S. 1937. An apparently new form of Cricetinae from British Guiana. Annals and Magazine of Natural History, ser. 10, 20: 535–538.
- Morrone J.J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. Zootaxa 3782 (1): 1– 110.
- Musser G.G. 1968. A systematic study of the Mexican and Guatemalan gray squirrel, *Sciurus aureogaster* F. Cuvier (Rodentia: Sciuridae). Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor 137: 1–112.
- Musser G.G., y M.D. Carleton. 2005. Superfamily Muroidea. Pp.894-1531. En: Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 3rd ed.. (D.E. Wilson y D.A.M. Reeder, eds.), Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Musser G.G., Carleton M.D., Brothers E.M., Gardner A.L. 1998. Systematic studies of oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): diagnoses and distributions of species formerly assigned to *Oryzomys* “capito”. Bulletin of the American Museum of Natural History, New York 236: 1–376.

- Nachman M.W. 1992a. Geographic patterns of chromosomal variation in South American marsh rats, *Holochilus brasiliensis* and *H. vulpinus*. *Cytogenetics and Cell Genetics* 61: 10–16.
- Nachman M.W. 1992b. Meiotic studies of Robertsonian polymorphisms in the South American Marsh rat, *Holochilus brasiliensis*. *Cytogenetic and Cell Genetics*. 61: 17–24.
- Nachman M.W., y P. Myers. 1989. Exceptional chromosomal mutations in a rodent population are not strongly underdominant. *Proceedings of the National Academy of Science* 86: 6666–6670.
- Navarro G.y M. Maldonado 2002 Geografía ecológica de Bolivia. Vegetación y ambientes acuáticos. Editorial Simón I. Patiño. Bolivia.
- Neves R.M.B. 2003. Heterogeneidade morfológica escapular y umeral em micromamíferos terrestres (Rodentia: Sigmodontinae): relações com as estratégias de uso dos habitats. Tesis doctoral no publicada. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil.
- O'Dea A., A.L. Harilaos, A.G. Coates, R.I. Eytan, S.A. Restrepo-Moreno, A.L. Cione, L.S. Collins, A. de Queiroz, D.W. Farris, R.D. Norris, R.F. Stallard, M.O. Woodburne, O. Aguilera, M.P. Aubry, W.A. Berggren, A.F. Budd, M.A. Cozzuol, S.E. Coppard, H. Duque-Caro, S. Finnegan, G.M. Gasparini, E.L. Grossman, K.G. Johnson, L.D. Keigwin, N. Knowlton, E.G. Leigh, J.S. Leonard-Pingel, P.B. Marko, N.D. Pyenson, P.G. Rachello-Dolmen, E. Soibelzon, L. Soibelzon, J.A. Todd, G.J. Vermeij, y J.B.C. Jackson. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2: e1600883
- Osgood W.H. 1915. New mammals from Brazil and Peru. *Field Museum of Natural History, Zoological Series* 10: 187–198.
- Oliveira F.F., y A. Langguth. 2004. Pequenos mamíferos (Didelphimorphia e Rodentia) de Paraíba y Pernambuco, Brasil. *Revista Nordestina de Biología* 18:19–86.
- Oxnard O.E. 1991. Anatomies and lifestyles, morphometrics and niche metrics: tools for studying primate evolution. *Human Evolution* 6: 97–115.
- Padial J.M., S. Castroviejo-Fisher, J. Köllher, C. Vilà, J.C. Chaparro y I. De la Riva. 2009. Deciphering the products of evolution at the species level: the need of an integrative taxonomy. *Zoologica Scripta* 38: 431–447.
- Parada A., U.F.J. Pardiñas, J. Salazar-Bravo, G. D'Elía, y R.E. Palma. 2013. Dating an impressive Neotropical radiation: Molecular time estimates for the

- Sigmodontinae (Rodentia) provide insights into its historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66: 960–968.
- Pardiñas U.F.J., G. D’Elía, y P.E. Ortíz. 2002. Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: Estado actual de su conocimiento y prospectiva. *Mastozoología Neotropical* 9(2): 209–252.
- Pardiñas U.F.J., y C.A. Galliari. 1998. Sigmodontinos (Rodentia, Muridae) del Holoceno Inferior de Bolivia. *Revista Española de Paleontología*. 13: 17–25.
- Pardiñas U.F.J. 2004. Roedores sigmodontinos (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) y otros micromamíferos como indicadores de ambientes hacia el Ensenadense cuspidal en el sudeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 41: 437–450.
- Pardiñas U.F.J., 2008. A new genus of oryzomyine rodent (Cricetidae: Sigmodontinae) from the Pleistocene of Argentina. *Journal of Mammalogy* 89: 1270–1278.
- Pardiñas U.F.J., y P. Teta. 2011. Fossil history of the marsh rats of the genus *Holochilus* and *Lundomys* (Cricetidae, Sigmodontinae) in southern South America. *Estudios Geológicos* 67:111–129.
- Pardiñas U.F.J, P. Teta, D. Voglino, y F. Fernández. 2013. Enlarging rodent diversity in west-central Argentina: A new species of the genus *Holochilus* (Cricetidae, Sigmodontinae). *Journal of Mammalogy* 94: 231–240.
- Pardiñas U.F.J., P. Myers, L. León-Paniagua, N. Ordóñez Garza, J. Cook, B. Kryštufek, R. Haslauer, R. Bradley, G. Shenbrot, y J.L. Patton. 2017. Family Cricetidae. Pp. 204–535. En: *Handbook of the Mammals of the World - Volume 7. Rodents*. (D. E. Wilson, T.E. Lacher, y Jr., R.A. Mittermeier, eds), Lynx.
- Patton J.L., y M.N.F. da Silva. 1998. Rivers, refuges, and ridges. The geography of speciation of Amazonian mammals. Pp.202–213. En: *Endless forms: species and speciation* (D.J.Howard y S.H. Berlocher, eds.), New York: Oxford University Press.
- Patton J.L., M.N.F. da Silva, y J.R. Malcolm. 2000. Mammals of the Rio Juruá and the evolutionary and ecological diversification of amazonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 244: 1–306.
- Patton J.L., y M.N.F. da Silva. 2001. Molecular phylogenetics and the diversification of Amazonian mammals. Pp.139–164. En: *Diversidade biológica e cultural da Amazônia* (I.C.G. Vieira, J.M. C. Silva, D.C. Oren y M.A. D’Incao, eds.), Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi.

- Patton J.L., U.F.J Pardiñas y G. D'Elia, eds. 2015. Mammals of South America - Volume 2: Rodents, University of Chicago Press.
- Pearson O.P. 1984. Taxonomy and natural history of some fossorial rodents of Patagonia, southern Argentina. *Journal of Zoology (London)* 202: 225–237.
- Percequillo A.R., E. Hingst-Zaher, y C.R. Bonvicino. 2008. Systematic review of genus *Cerradomys* Weksler, Percequillo and Voss, 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with description of two new species from eastern Brazil. *American Museum Novitates* 3622: 1–46.
- Percequillo A.R., M. Weksler, y L.P. Costa. 2011. A new genus and species of rodent from the Brazilian Atlantic Forest (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae: Oryzomyini), with comments on oryzomyine biogeography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161:357–390.
- Peters W. 1861. Über einige merkwürdige Nagethiere (*Spalacomys indicus*, *Mus tomentosus* und *Mus squamipes*) del Königl. Abhandlungen der Königlichen Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 139–156.
- Petter F., y O. Tostain. 1981. Variabilité de la 3^e molaire supérieure d'*Holochilus brasiliensis* (Rongeurs, Cricetidae). *Mammalia* 45: 257–259.
- Prado J.R., P.G.G. Brennand, L.P. Godoy, G.S. Libardi, E.F. de Abreu-Junior, P.R.O. Roth, E.A. Chiquito, y A.R. Percequillo. 2014 Species richness and areas of endemism of oryzomyine rodents (Cricetidae, Sigmodontinae) in South America: anNDM / VNDM approach. *Journal of Biogeography* 42: 540–551.
- Prado J.R., y A.R. Percequillo. 2017. Systematic Studies of the Genus *Aegialomys* Weksler et al., 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae): Geographic Variation, Species Delimitation, and Biogeography. *Journal of Mammalian Evolution* 25: 71–118.
- Prado J.R., y A.R. Percequillo. 2013. On the geographic distribution of the genera of Tribe Oryzomyini on South America, with some comments on the patterns of diversity and Reig's Areas of Original Differentiation. *Arquivos de Zoologia* 44: 1–124.
- Rabassa J., y C.M. Clapperton. 1990. Quaternary Glaciation of the Southern Andes. *Quaternary Science Reviews*. 9: 153–174.
- Rabassa J., A.M. Coronato, y M. Salemme. 2005. Chronology of the Late Cenozoic Patagonian glaciations and their correlation with biostratigraphic units of the Pampean region (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 81–103

- Rambaut A. 2006. FigTree version 1.3.1 <http://tree.bio.ed.ac.uk>.
- Reig O.A. 1972. "The evolutionary history of the South American cricetid rodents." Ph.D. diss., University College, London, Inglaterra.
- Reig O.A. 1977. A proposed unified nomenclature for the enamelled components of the molar teeth of the Cricetidae (Rodentia). *Journal of Zoology*, London 181: 227–241.
- Reig O.A. 1984. Distribuição geográfica e história evolutiva dos roedores muroídeos sulamericanos (Cricetidae: Sigmodontinae). *Revista Brasileira de Genética* 7: 333–365.
- Reig O.A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. Pp. 404–440. En: *High altitude tropical biogeography* (F. Vuilleumier y M. Monasterio, eds.), New York: Oxford University Press.
- Rinker, G. C. 1954. The comparative myology of the mammalian Genera *Sigmodon*, *Oryzomys*, *Neotoma*, and *Peromyscus* (Cricetinae), with remarks on their intergeneric relationships. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 83: 1–124.
- Riva R., O.R. Vidal, y N.L. Baro. 1977. Los cromosomas del genero *Holochilus*. II. El cariotipo de *H. brasiliensis vulpinus*. *Physis, Sección C* 36: 215–218.
- Rivas B.A., y O.J. Linares. 2006. Cambios en la forma de la pata posterior entre roedores sigmodontinos según su locomoción y hábitat. *Matozoología Neotropical* 13: 205–215.
- Rivas-Rodriguez B.A., G. D'Elía, y O. Linares. 2010. Diferenciación morfológica en sigmodontinos (Rodentia: Cricetidae) de las Guayanas venezolanas con relación a su locomoción y hábitat. *Matozoología Neotropical* 17: 97–109.
- Rohlf F.J. 2005. tpsDig2. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.
- Rohlf F.J., y D. Slice. 1990 Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39: 40–59.
- Ronquist F., M. Teslenko, P. Van Der Mark, D.L. Ayres, A. Darling, y S. Höhna. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* 61(3): 539–542.
- Salazar-Bravo J., U.F.J. Pardiñas, H. Zeballos, y P. Teta. 2016. Description of a new tribe of sigmodontine rodent (Cricetidae: Sigmodontinae) with an updated summary of valid tribes and their generic contents. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University* 338: 1–23.

- Salazar-Bravo J. 2017. Genus *Holochilus*. Pp.443–444. En: Handbook of the Mammals of the World - Volume 7. Rodents. (D.E. Wilson, T.E. Lacher, y Jr., R.A. Mittermeier, eds), Lynx.
- Salton J.A., E. Sargis. 2009. Evolutionary morphology of the Tenrecoidea (Mammalia) hindlimb skeleton. *Journal of Morphology* 270: 367–387.
- Samuels J.X., y B. Van Valkenburgh. 2008. Skeletal indicators of locomotor adaptations in living and extinct rodents. *Journal of Morphology* 269: 1387–1411.
- Sargis E.J. 2002. Functional morphology of the hindlimb of tupaiids (Mammalia, Scandentia) and its phylogenetic implications. *Journal of Morphology* 254: 149–185.
- Santori R.T., O. Rocha-Barbosa, M.V. Vieira, J.A. Magnan-Neto, M.F.C. Loguercio. 2005. Locomotion in aquatic, terrestrial, and arboreal habitat of thick-tailed opossum, *Lutreolina crassicaudata* (Desmarest, 1804). *Journal of Mammalogy* 86: 902–908.
- Santori R.T., M.V. Vieira, O. Rocha-Barbosa, J.A. Magnan-Neto, y N. Gobbi. 2008. Water absorption by the fur and swimming behavior of semiaquatic and terrestrial oryzomine rodents. *Journal of Mammalogy* 89: 1152–1161.
- Santori R.T., A.C. Delciellos, M. Vieira, V. Gobbi, N., Loguercio, M. F. C., & Rocha-Barbosa, O. 2014. Swimming performance in semiaquatic and terrestrial Oryzomyine rodents. *Mammalian Biology* 79(3): 189–194.
- Sierra de Soriano, B. 1965. Algunas estructuras externas relacionadas con vida anfibia de dos especies del género *Holochilus* Brandt, 1835 (Muridae, Cricetinae). *Revista en la Facultad de Humanidades y Ciencias, Montevideo* 22: 209–220.
- Sierra de Soriano B. 1969. Algunos caracteres externos de cricétinos y su relación con el grado de adaptación a la vida acuática (Rodentia). *Physis* 28: 471–486.
- Sikes R. S., and The Animal Care and Use Committee of The American Society of Mammalogists 2016. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* 97 (3): 663–688.
- Smith M.F., y J.L. Patton. 1999. Phylogenetic relationships and the radiation of sigmodontine rodents in South America: evidence from cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution* 6: 89–128.
- Soibelzon E. y E.P. Tonni. 2005. Early-Pleistocene Glaciations in Argentina (South America) and the Response of Mammals: The Case of the Pampean Region. *Current Research in the Pleistocene* 26: 175–177.

- Strauss R.E. 1985. Evolutionary allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). *Systematic Zoology* 34: 381–396
- Strauss R.E. 2010. Discriminating groups of organisms. Pp. 73-91. En: *Morphometrics for Nonmorphometricians* (E. Ashraf, ed.). *Lecture Notes in Earth Sciences* 124, Springer-Verlag.
- Stein B.R. 1981. Comparative limb myology of two opossums, *Didelphis* and *Chironectes*. *Journal of Morphology*. 169: 113–140.
- Stein B.R. 1988. Morphology and allometry in several genera of semiaquatic rodents (*Ondatra*, *Nectomys*, and *Oryzomys*). *Journal of Mammalogy* 69: 500–511.
- Steppan S.J. 1995. Revision of the tribe Phyllotini (Rodentia: Sigmodontinae), with a phylogenetic hypothesis for the Sigmodontinae. *Fieldiana Zoology, New Series* 80: 1–112.
- Steppan S.J. 1996. A new species of *Holochilus* (Rodentia: Sigmodontinae) from the middle Pleistocene of Bolivia and its phylogenetic significance. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 522–530.
- Steppan S.J., y J.J. Schenk. 2017. Muroid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PlosOne* 12: e0183070.
- Szalay F.S. y E.J. Sargis. 2001. Model-based analysis of postcranial osteology of marsupials from the Paleocene of Itaboraí, Brazil, and the phylogenetic and biogeography of Metatheria. *Geodiversitas* 23: 139–302.
- Teta P., M. Medina, S. Pastor, D. Rivero, y H. Paradela. 2005. *Holochilus brasiliensis* (Rodentia, Cricetidae) en conjuntos arqueofaunísticos del Holoceno tardío de la provincia de Córdoba (Argentina). *Mastozoología Neotropical* 12: 271-275.
- Teta P. En prensa. The usage of subgenera in mammalian taxonomy. *Mammalia*: doi.org/10.1515/mammalia-2018-0059.
- Thomas O. 1897. Notes on some S.-American Muridae. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 6, 19: 494–501.
- Thomas O. 1901. On a collection of mammals from the Kanuku Mountains, British Guiana. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 7, 8: 139–154.
- Thomas O., 1906. Notes on South-American rodents. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 7 18: 442–448.
- Thomas O. 1920. Report on the Mammalia collected by Mr. Edmund Heller during the Peruvian expedition of 1915 under the auspices of Yale University and the

- National Geographic Society. Proceedings of the United States National Museum 58: 217–249.
- Thomas O. 1928. The Godman-Thomas expedition to Peru.—VII. The mammals of the Rio Ucayali. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 10, 2:249–265.
- Tulli M.J., L.V. Carrizo, y J.X. Samuels. 2016. Morphological variation of the forelimb and claw in Neotropical Sigmodontine rodents (Rodentia: Cricetidae). *Journal of Mammalian Evolution* 23: 81–91.
- Turvey, S. T., M. Weksler, E. L. Morris, and M. Nokkert. 2010. Taxonomy, phylogeny, and diversity of the extinct Lesser Antillean rice rats (Sigmodontinae: Oryzomyini), with description of a new genus and species. *Zoological Journal of the Linnean Society* 160: 748–772.
- Valencia- Pacheco, E., J. Avaria- Llautureo, C. Muñoz- Escobar, D. Boric- Bargetto, y C. E. Hernández. 2011. Patrones de distribución geográfica de la riqueza de especies de roedores de la Tribu Oryzomyini (Rodentia: Sigmodontinae) en Sudamérica: evaluando la importancia de los procesos de colonización y extinction. *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 365– 77.
- Venables W.N., y B.D. Ripley. 2002. *Modern Applied Statistics with S*. Fourth Edition. Springer, New York.
- Vidal-Rioja L., R. Riva, y N.I. Baro. 1976. Los cromosomas del genero *Holochilus*. 1. Polimorfismo de *H. chacarius* Thomas (1906). *Physis*, Sección C 35: 75–85.
- Vidal O.R., y R. Riva. 1978. Los cromosomas del genero *Holochilus*. 111. Inversion, fusion y cromosomas B, nuevas para *H. chacarius balnearum*. *Physis* 38: 1--5.
- Voglino D., P. Teta, y U.F.J. Pardiñas. 2004. *Holochilus chacarius chacarius* (Rodentia, Cricetidae) en la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 11: 243–247.
- Vorontsov, N. N. 1959. [The system of hamster (Cricetinae) in the sphere of the world fauna and their phylogenetic relations] (en ruso). *Byulletin' Moskovskovo Obschestva Ispytatelei Prirody, Otdel Biologicheskii* 64: 134–137. (en ruso)
- Vorontsov N.N. 1967. [Evolution of the alimentary system myomorph rodents] *Izdatel'stvo Nauka, Sibirskoe Otdelenie Novosibirsk, Russia*.(en ruso)
- Voss R.S. 1988. Systematics and ecology of Ichthyomyine rodents (Muroidea): patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 188: 259–493.

- Voss R.S. 1991. An introduction to the Neotropical muroid rodent genus *Zygodontomys*. Bulletin of the American Museum of Natural History 210: 1–113.
- Voss R.S., y M.D. Carleton. 1993. A new genus for *Hesperomys molitor* Winge and *Holochilus magnus* Hershkovitz (Mammalia, Muridae) with an analysis of its phylogenetic relationships. American Museum Novitates 3085: 1–39.
- Voss R. S., y N. I. Abramson. 1999. Case 3121. *Holochilus* Brandt, 1835, *Proechimys* J. A. Allen, 1899 and *Trinomys* Thomas, 1921 (Mammalia, Rodentia): proposed conservation by the designation of *H. sciureus* Wagner, 1842 as the type species of *Holochilus*. Bulletin of Zoological Nomenclature 56: 255–261.
- Yonenaga-Yasuda Y., R.C. do Prado, y D. A. Mello. 1987. Supernumerary chromosomes in *Holochilus brasiliensis* and comparative cytogenetic analysis with *Nectomys squamipes* (Cricetidae, Rodentia). Revista Brasileira de Genética. X:209–220.
- Wagner J. A. 1842. Beschreibung einiger neuer oder minder bekannter Nager. Archiv für Naturgeschichte 8(1): 1–33.
- Wagner J.A. 1843. Die Säugthiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen von Dr. Johann Christian Daniel von Schreber. Supplementband. Dritter Abtheilung: Die Beutelthiere und Nager (erster Abschnitt). Erlangen: Expedition das Schreber'schen Säugthier und des Esper'sschen Schmetterlingswerkes, und in Commission der Voss'schen Buchhandlung in Leipzig, 3:xiv, 614 pp.
- Wagner J.A. 1848. Beiträge zur Kenntniss der Arten von *Ctenomys*. Archiv für Naturgeschichte 14(1): 72–78.
- Waterhouse G. R. 1839. Mammalia. In The zoology of the Voyage of the H.M.S. Beagle under the command of Captain FitzRoy, R.N., during the Years 1832–1836, ed. C. Darwin, Fascicle 10 (pages vii– ix + 49–97, pls. 25– 32,34). London: Smith, Elder and Co., 2:xii + 97 pp., 35pls, 1838– 1839.
- Webb P.W. 1975. Hydrodynamics and energetics of fish propulsion. Bulletin Fisheries. Research Board Of Canada 190: 1–158.
- Webb P.W. 1988. Simple physical principles and vertebrate aquatic locomotion. American Zoologist 28: 709–725
- Weksler, M. 2003. Phylogeny of Neotropical oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the nuclear IRBP exon. Molecular Phylogenetics and Evolution 29: 331–349.

- Weksler M. 2006. Phylogenetic relationships of oryzomine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): separate and combined analyses of morphological and molecular data. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 296: 1–149.
- Weksler M. 2015. Genus *Handleyomys*. Pp. 323–325. En: *Mammals of South America, Volume 2 – Rodents* (J.L.Patton, U.F.J. Pardiñas, G. D’Elía, eds.), University of Chicago Press.
- Weksler M. y A. R. Percequillo. 2011. Key to the genera of the tribe Oryzomyini (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical* 18: 281–292.
- Winge H. 1887 [1888]. Jordfunde og nulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Geraes, Brasilien: med udsigt over gnavernes indbyrdes slægtskab. *E Museo Lundii, Kjöbenhavn* 1(3):1-178..
- Zelditch M.L., D.L.Swidorski, H.D. Sheets, y W.L. Fink. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologist: A Primer*. Elsevier Academic Press..